

ARTICLE PRINCIPAL
RECOUVRANT EN PARTIE LA THÈSE PRÉSENTÉE
A LA FACULTE DES SCIENCES DE MONTPELLIER
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Charles HÉBANT

Sujet de thèse : RECHERCHES SUR L'HISTOLOGIE COMPARÉE DES BRYOPHYTES
ET DES TRACHÉOPHYTES.

Soutenue le Février 1970 devant la Commission d'examen.

MM. R. BUVAT, Membre de l'Institut

L. GRAMBAST

L. THALER

Mme S. JOVET-AST, Sous-Directeur au Museum National
d'Histoire Naturelle, Membre invité.

ARTICLE PRINCIPAL
RECOUVRANT EN PARTIE LA THÈSE PRÉSENTÉE
A LA FACULTE DES SCIENCES DE MONTPELLIER
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Charles HÉBANT

Sujet de thèse : RECHERCHES SUR L'HISTOLOGIE COMPARÉE DES BRYOPHYTES
ET DES TRACHÉOPHYTES.

Soutenue le Février 1970 devant la Commission d'examen.

MM. R. BUVAT, Membre de l'Institut

L. GRAMBAST

L. THALER

Mme S. JOVET-AST, Sous-Directeur au Muséum National
d'Histoire Naturelle, Membre invité.

ARTICLE PRÉSENTÉ
RECOUVRANT EN PARTIE LA THÈSE PRÉSENTÉE
À LA FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

par
Charles HÉBERT

Épistémologie et l'histoire naturelle des sciences
et des techniques



Présenté à la Commission d'examen

MM. K. BUIJT, Membre de l'Institut

L. GRAMAT

L. THALER

Mme S. JUVET-AST, Sous-Directrice au Muséum National
d'Histoire Naturelle, Membre correspondant.

Le présent mémoire résume les principaux résultats d'une étude *descriptive* des tissus conducteurs chez les Mousses : la structure de ces tissus, et leur répartition à l'intérieur des différents groupes, sont analysées. La signification des types d'organisation variés qui caractérisent ces végétaux, ainsi que les tendances évolutives qui ont pu se manifester à leur niveau, sont également discutées.

D'autres publications rendent compte de certains aspects plus spécialisés du travail entrepris, qui concerne l'histologie comparée des Bryophytes et des Trachéophytes : structure et différenciation des tissus conducteurs chez les *Polytrichum*, étude réalisée en microscopie optique (*Natur. monspel.*, 18 : 293-297, 1967) et électronique (*en préparation*) ; organisation des traces foliaires chez les Mousses (*Rev. Bryol. Lichénol.*, 36, 1969) ; répartition de la callose dans la tige feuillée et la soie des Mousses (*Natur. monspel.*, 19 : 75-78, 1968) ; structure du proto- et du métaphloème chez diverses Filicinées tropicales (*Natur. monspel.*, 20 : 135-196, 1969) ; . . .

Mes prochaines recherches tenteront de contribuer, *par l'expérimentation*, à une meilleure connaissance *du déterminisme et des modalités de la différenciation des tissus conducteurs chez les Bryophytes*.

*
* *
*

La plus grande partie de ce travail a été réalisée au Laboratoire de Paléobotanique et Evolution des Végétaux. M. le Professeur L. Grambast m'y a accueilli voilà plus de huit années. Il m'a toujours accordé les moyens nécessaires à cette étude, et n'a cessé de me prodiguer ses encouragements. Que ce soit ici l'occasion de lui exprimer ma reconnaissance et mon attachement.

Les observations réalisées en microscopie optique ayant montré l'existence de très nombreuses similitudes entre les tissus conducteurs des Muscinées, et ceux des véritables Plantes vasculaires, il était particulièrement intéressant d'en approfondir la comparaison au niveau de leurs infrastructures. Cette étude n'a pu être complétée que grâce au soutien et aux conseils de M. le Professeur R. Buvat, Membre de l'Institut. J'ai trouvé dans son Laboratoire, au Centre de Marseille-Luminy, des conditions de travail exceptionnelles, ainsi qu'un esprit d'équipe, qui m'ont permis de progresser rapidement. Je le prie de croire en ma très profonde et respectueuse gratitude. Je souhaite, dans mes recherches futures, me montrer digne de la confiance qu'il m'a accordée.

Mes sincères remerciements s'adressent à MM. les Professeurs L. Thaler, F. Hallé et G. Valdeyron. Ce travail doit beaucoup à l'intérêt qu'ils ont bien voulu lui porter.

Je tiens également à assurer de ma gratitude Mme S. Jovet-Ast, Sous-Directeur au Muséum, dont l'aide m'a été si souvent précieuse.

A tous mes collègues de Laboratoire, enfin, qui à maintes reprises m'ont apporté leur concours, j'exprime ma sincère reconnaissance. Mes remerciements s'adressent tout particulièrement à M. A. Billard (Marseille), Mlle M.-C. Bonzon (Montpellier) et M. E. Boula-Gamba (Brazzaville).

**RECHERCHES SUR
LES TISSUS CONDUCTEURS DES MOUSSES *s. str.* (*BRYOPSIDA* Roth.) :
STRUCTURE, REPARTITION, SIGNIFICATION**

SOMMAIRE

– INTRODUCTION.....	2
– STRUCTURE DES TISSUS CONDUCTEURS CHEZ LES MOUSSES LES MIEUX DIFFERENCIEES	4
1. Rappels d'histoire	
2. Terminologie	
3. Les hydroïdes	
4. Les éléments du leptome	
– VARIATIONS OBSERVEES DANS LA STRUCTURE ET LA REPARTITION DES TISSUS CONDUCTEURS CHEZ LES MOUSSES	9
– DISCUSSION ET CONCLUSIONS	12
– BIBLIOGRAPHIE	15
– PLANCHES	21

INTRODUCTION

Les Bryophytes ont depuis longtemps fait figure de groupe à part au sein des Archégoniates. Elles se singularisent par de nombreux caractères biologiques, morphologiques, anatomiques, histologiques et biochimiques.

Les modalités de leur cycle, la spécialisation de leur sporogone, l'importance que revêtent chez elles les phénomènes de multiplication végétative et de régénération, l'absence, dans leur appareil végétatif, d'un système conducteur directement homologable à celui des Plantes vasculaires - notamment l'absence de véritables trachéides -, sont parmi les plus remarquables de leur caractère distinctifs (1).

Ces faits semblent démontrer l'existence d'un fossé relativement profond séparant les Bryophytes des Trachéophytes, et nombreux sont les auteurs qui ont admis une dérivation indépendante de ces deux groupes, généralement à partir d'algues (Church, 1919 ; Emberger, 1944 sqq. ; Castle, 1946 ; etc.).

Toutefois, ces vues n'ont pas été admises par tous les botanistes, et certains ont esquissé des tableaux phylogénétiques impliquant des relations plus étroites entre Bryophytes et Trachéophytes.

C'est ainsi que Lignier (1903 sqq.), Bower (1935), Zimmermann (1932 sqq.), ..., ont postulé l'existence d'une souche ancestrale commune - aujourd'hui disparue - d'Archégoniates peu différenciées.

D'autres, tels que Treub (1890), Campbell (1891 sqq.), Bernard (1909), Magrou (1950) et Smith (1955), vont plus loin encore : ils estiment que c'est parmi les Bryophytes que doit être recherchée l'origine des Trachéophytes. A l'inverse, Kashyap (1919), Jennings (1928), Haskell (1949), Chadeaud (1949 sqq.), Takhtajan (1954), Christensen (1954 et 1957), Stebbins (1960), etc., suggèrent une dérivation des Bryophytes à partir de Ptéridophytes primitives.

Faute de données suffisantes, d'ordre paléontologique en particulier, ces diverses conceptions demeurent encore actuellement *très spéculatives* (Sporne, 1949 ; Jovet-Ast, 1967). Toutefois Poelt (1961) estime que l'examen de détails négligés jusqu'à présent pourrait contribuer à leur éclaircissement. Il cite en exemple le récent travail de Proskauer (1960) : cet auteur a notamment pu mettre en évidence, dans la capsule sporangiale d'un

(1) *L'absence de racines*, caractère souvent cité depuis Necker (1774), a aujourd'hui beaucoup perdu de sa valeur. On connaît en effet plusieurs exemples de Plantes vasculaires archaïques dépourvues de racines : comme la feuille, cet organe semble tirer son origine de la transformation d'axes primitivement indifférenciés (cf. l'étude historique et critique que P. Bertrand (1947) a consacré à cette question).

Dendroceros (Anthocerotales), des structures qui la font ressembler étrangement à un sporange d'*Horneophyton*. Proskauer apporte là un argument supplémentaire en faveur de l'existence d'un lien phylogénétique entre les Anthocérotales et les Psilophytes.

Le présent travail, qui concerne l'histologie des tissus conducteurs chez les Mousses s. str. (*Bryopsida*), est orienté dans cette voie. La tentative, déjà réalisée dès la fin du siècle dernier par quelques auteurs (en particulier Vasey, 1888a), et plusieurs fois reprise depuis, de rapprocher certains tissus des Muscinées du phloème et du xylème des Plantes vasculaires, y est renouvelée.

STRUCTURE DES TISSUS CONDUCTEURS CHEZ LES MOUSSES LES MIEUX DIFFERENCIÉES

1 – Rappels d'histoire

L'anatomie et l'histologie des Bryophytes ont suscité de nombreuses études, notamment au cours de la seconde moitié du XIX^{ème} siècle.

L'énumération de tous les travaux réalisés jusqu'à présent serait fort longue, aussi nous contenterons-nous d'indiquer les principales étapes de leur progression [Voir les mises au point de Lorch (1931) et Van der Wijk (1932) pour les Mousses, ainsi que de Herzog (1925) et Buch (1932) pour les Hépatiques].

Il semble que J. Hedwig soit le premier naturaliste à s'être intéressé à ces questions dans son *Fundamentum Historiae Naturalis Muscorum Frondosorum* (1782). Fait remarquable, cet auteur avait déjà recherché dans les Bryophytes l'équivalent des structures qu'il observait chez les Plantes supérieures. Et s'il ne put retrouver chez les Mousses de véritables vaisseaux, il a néanmoins produit quelques figures où l'on reconnaît très distinctement le cordon central de la tige feuillée (*fig. 1*).

Parmi les travaux des précurseurs, il faut également signaler ceux de Unger (1861), qui réalisa les premières observations histologiques fines au moyen de dilacérations, (*fig. 2*), et de Lorentz (1867-69), qui reconnut la présence d'un faisceau axial (*centralstrang*) dans la tige feuillée d'un grand nombre d'espèces, et entreprit la première étude détaillée des traces foliaires. Il remarqua aussi l'existence d'une variabilité non négligeable dans la structure de ces végétaux, pouvant notamment aboutir à la disparition du cordon central dans les tiges de diamètre réduit de certaines formes qui en sont normalement pourvues. Mais c'est aux travaux d'Haberlandt (1886) [*fig. 3*], complétés par ceux de Vasey (1888-91) [*fig. 4*], Tansley et Chick (1901) [*fig. 5*], etc., que l'on doit l'essentiel de nos connaissances actuelles concernant la structure interne des Mousses les mieux différenciées. Particulièrement intéressante fut la mise en évidence, par ces chercheurs, d'un tissu à allure de phloème dans la tige feuillée et la soie de certaines d'entre elles.

La question de savoir s'il fallait homologuer ou non ces différents tissus au xylème et au phloème des Trachéophytes a suscité de vives polémiques (*cf.* Tansley et Chick, 1901 ; Bonnier, 1907 ; etc.), mais n'a pu être tranchée de façon définitive.

Avec l'approfondissement des études histologiques, la fin du XIX^{ème} siècle a connu l'essor des recherches physiologiques. Ces dernières se poursuivent encore de nos jours (Zacherl, 1956 ; Bopp et Stehle, 1957 ; Eschrich et Steiner, 1967). Elles ont montré - outre le rôle effectivement conducteur des tissus décrits par les histologistes - l'importance des phénomènes de conduction externe par capillarité.

2 – Terminologie

Les termes utilisés ici sont ceux qui, à l'heure actuelle, *paraissent les plus généralement employés*, et ceci sans toujours tenir compte des priorités dues à leur ancienneté. Par ailleurs, et d'une façon assez générale, leur acception moderne n'est pas rigoureusement celle qui leur avait été initialement donnée [Les termes *hadrome* et *leptome*, par exemple,

étaient utilisés par Haberlandt dans un sens très large, et lui servaient à désigner non seulement les tissus de la tige feuillée des Polytrichales, mais aussi le xylème et le phloème du sporophyte des Végétaux vasculaires (voir son ouvrage “*Physiological Plant Anatomy*”, 1914)].

– *Hydroïdes* (Potonié, 1883) : Eléments conducteurs de l’eau (Gatin, 1924). Ils constituent un faisceau axial dans la tige feuillée et la soie de très nombreuses Mousses.

. Synonymes : - Cellules de l’*hadrome* (*Hadrom*, Haberlandt, 1883 sqq.).

- Cellules du *leptoxylème* (Vaisey, 1888a)

- *Sténocystes* (Morin, 1891 ; Augier, 1966)

- *Cellules centrales*. – Ce terme (*Zentralzellen*, Lorentz, 1867 sqq.) est encore utilisé dans certains cas pour désigner les hydroïdes des traces foliaires [voir à ce sujet les remarques de Morin (1891) et de Héban (1969c)].

– *Leptoïdes* (Tansley et Chick, 1901) : Eléments typiquement phloémiens, lorsqu’ils sont sous leur forme la plus différenciée, et qu’on peut observer dans les deux phases des Polytrichales et formes voisines, ainsi que dans la soie de nombreuses autres Mousses.

Le *leptome* (Haberlandt, 1883 sqq.) est le tissu constitué par l’ensemble des leptoïdes et des éléments parenchymateux qui leurs sont associés.

. Synonymes : - Cellules du *leptophloème* (Vaisey, 1888)

- Les termes *deuter* (Lorentz, 1867-69), *eurycystes* (Morin, 1891 ; Augier, 1966), et peut être parfois également *socius* (plur. *socii* ; Lorentz 1867-69), plus particulièrement utilisés pour la description des traces foliaires, peuvent, au moins dans certains cas, correspondre à des éléments du leptome s. l..

3 – Les hydroïdes

Les hydroïdes constituent, dans la tige feuillée et la soie de nombreuses Mousses, un faisceau axial dont le rôle conducteur a été depuis longtemps démontré (Haberlandt, 1886 ; ...). On peut assez fréquemment en observer dans la nervure de la feuille (Morin 1893), mais le plus souvent, ces hydroïdes ne sont pas en relation avec le cylindre central : chez de nombreuses formes pourvues de traces foliaires bien différenciées, ces dernières se perdent aveuglément dans l’écorce – ce sont de “fausses” traces foliaires (Lorentz, 1867 sqq.).

Le cordon central de la tige feuillée et de la soie évoque tout à fait une protostèle de Ptéridophyte primitive (cf. Haberlandt, 1914). Haskell (1949) souligne la grande ressemblance qui existe entre le plan d’organisation interne de la tige feuillée chez une Mousse comme *Funaria hygrometrica*, et celui caractéristique des axes aphylls de *Rhynia Gwynne-Vaughani*. Si l’on compare de façon plus précise la structure de leurs cordons axiaux (fig. 6 et 7), la similitude d’aspect qui existe entre ces deux faisceaux conducteurs apparaît extrêmement frappante (Héban, 1964).

Ainsi que l’avaient déjà fait ressortir Haberlandt (1886) et Vaisey (1888), les hydroïdes présentent eux-mêmes de nettes ressemblances avec des trachéides :

a) ce sont des éléments allongés, dont les extrémités sont plus ou moins effilées (fig. 9 – comparer avec la fig. 10).

b) leurs parois terminales de contact, et fréquemment aussi leurs parois latérales, sont en général minces (fig. 6, 8, 11 et 12). Elles présentent souvent un aspect "délité", par suite d'un relâchement du réseau de microfibrilles entrant dans leur constitution (fig. 11, 12 et 13) (2). Cet aspect est très comparable à celui des parois de contact entre trachéides, dans l'intervalle des zones pourvues d'épaississements secondaires lignifiés.

c) les hydroïdes différenciés sont normalement dépourvus de cytoplasme structuré (fig. 11 à 15). Toutefois diverses inclusions persistent souvent dans ces éléments à maturité (fig. 11 et suiv.). La présence de gouttelettes lipidiques, en particulier, a depuis longtemps été signalée. Il semble qu'une partie de ces inclusions puisse correspondre à des restes remaniés et condensés de leur protoplasme.

Une seule différence mais importante, retient l'attention : l'absence d'épaississements secondaires lignifiés dans les hydroïdes. L'absence de tels épaississements dans les éléments du xylème n'a, jusqu'à présent, été signalée qu'une seule fois chez les Végétaux vasculaires (List, 1958, chez *Gleditsia* ; cité par Bierhorst, 1960).

L'étude détaillée en microscopie optique et électronique (Héban, 1966a, 1967b, 1969a, b), des principales étapes de la différenciation des hydroïdes dans la tige feuillée des *Polytrichum*, a par ailleurs montré l'existence de similitudes nettes entre les processus observés, et ceux caractéristiques de l'évolution des éléments du xylème chez les Plantes vasculaires, - tels qu'ils sont connus en particulier à la suite des récents travaux de Buvat (1964a, b), Esau et coll. (1966), Czaninski (1969), etc..

Les cellules parenchymateuses qui entourent les hydroïdes du faisceau axial conservent un cytoplasme bien structuré (fig. 14-15). Dans les parties souterraines du gamétophyte des *Polytrichum* et formes voisines, ainsi que dans les parties aériennes et souterraines de celui de diverses Dawsoniales, les hydroïdes du cordon central sont entremêlés de "stéréïdes", cellules aux parois épaissies et au cytoplasme dense. On peut rapprocher ces divers éléments du *parenchyme xylémien* des véritables Plantes vasculaires.

Dans la tige feuillée de *Funaria hygrometrica*, des digitations de la paroi pouvant être comparées à celles décrites par Wooding (1969) dans les éléments associés aux trachéides du protoxylème chez *Pinus pinea*, ont pu occasionnellement être observées au niveau des parois de contact entre cellules parenchymateuses et hydroïdes (fig. 15).

4 – Les éléments du leptome

La présence d'un *leptome*, à la périphérie du cordon central d'hydroïdes, a été reconnue dans les deux phases des Polytrichales et formes voisines, ainsi que dans la soie de diverses autres Mousses (Haberlandt, 1886 ; Vasey, 1888 sqq. ; etc. - cf. les fig. 18, 19, 38, 39).

La structure de ce tissu est sujette à d'importantes variations, et ce n'est que dans le *gamétophyte* des Polytrichales les mieux différenciées qu'il montre un niveau d'organisation réellement comparable à celui du phloème des Végétaux vasculaires (3). Ses éléments les plus caractéristiques, les *leptoïdes*, présentent alors de très nombreuses similitudes avec de véritables cellules criblées :

(2) Une régression des plasmodesmes à leur niveau paraît fort probable.

(3) Les recherches futures permettront peut-être de retrouver un leptome bien différencié dans d'autres groupes de Mousses. Les Dawsoniales d'Australie et de Nouvelle -Zélande, en particulier, devront retenir l'attention.

a) leur forme est allongée, et leurs extrémités plus ou moins renflées (aspect “en tibia”). Les leptoides rappellent ainsi nettement les éléments les mieux différenciés du “phloème” de *Rhynia* (fig. 21), les cellules criblées de *Psilotum* (fig. 20), ou encore les éléments du *protophloème* de la plupart des autres Plantes vasculaires – et des Ptéridophytes en particulier.

b) leurs parois terminales, plus ou moins obliques, sont traversées de très nombreux plasmodemes (fig. 22) (4), fréquemment pourvus d’un “nodule médian” (fig. 25). Chez certaines formes, ces plasmodemes peuvent s’élargir *au point d’atteindre la structure de véritables pores* (fig. 26-27).

De la *callose* a pu être décelée, par microscopie à fluorescence, au niveau de ces parois (Eschrich et Steiner, 1967 et 1968 ; Héban, 1968 : cf. la fig. 24).

Les parois latérales des leptoides sont souvent plus épaisses que celles des cellules parenchymateuses voisines. Elles présentent également des zones pourvues de plasmodemes (fig. 23), mais ces derniers y sont nettement moins nombreux que sur les parois terminales.

Chez certaines formes, en particulier celles qui ont à traverser des périodes de sécheresse intense au cours du cycle annuel, d’importants épaississements – liés semble-t-il à des phénomènes de gélification – sont visibles au niveau des éléments du leptome *s. l.* (fig. 34). Déjà décrits par Lorch (1931) chez *Catharinea angustata* Brid., ces épaississements prennent, dans certains cas, un développement considérable, au point d’obstruer presque complètement la lumière des cellules qui en sont pourvues. Un développement comparable des parois “nacréées” a été observé dans le phloème de diverses Filicinées tropicales, qui, par certains aspects de leur écologie, se rapprochent des Mousses étudiées ici. Ceci met en relief le caractère très probablement adaptatif de ces épaississements.

c) d’importantes régressions cytoplasmiques marquent la différenciation des leptoides, expliquant l’aspect plus “clair” de leur protoplasme, tel qu’il apparaît en microscopie optique [fig. 16 ; voir également Haberlandt, 1886, pl. XXIII, fig. 9 ; Tansley et Chick, 1901, fig. 17 et 21 (s) ; etc.]. Toutefois, ces éléments en fin d’évolution, de même que les éléments criblés des Plantes vasculaires (6), conservent – généralement *sous une forme modifiée* – divers organites caractéristiques. Des mitochondries y sont identifiables, ainsi que de petits plastes dont la structure régressée (fig. 33 et 36) contraste fortement avec celle des plastes des cellules parenchymateuses proprement dites. Des lames de réticulum endoplasmique sont également visibles à la périphérie des leptoides, fréquemment appliquées contre le plasmalemma. Des empilements de saccules aplatis, très comparables à ceux décrits maintes fois dans le phloème des Végétaux vasculaires, peuvent en outre être observés dans ces éléments (fig. 37). D’importance variable, ces empilements sont, chez certaines formes, extrêmement développés. Diverses autres structures caractéristiques, d’importance très variable suivant les espèces, peuvent être reconnues dans les leptoides différenciés, en particulier des inclusions rappelant les “globules réfringents” du phloème des Ptéridophytes (fig. 35), ainsi que de nombreux organites aux contours irréguliers et limités par une membrane simple, dont la nature exacte reste à préciser.

(4) L’existence de ces plasmodemes avait été parfaitement pressentie par les premiers observateurs (en particulier Vasey, 1888a) : bien que les moyens techniques dont ils disposaient ne leur aient pas permis de les observer, ils avaient remarqué le fort attachement du protoplasme des leptoides aux parois terminales.

(5) Cette dernière est reproduite dans la fig. 5 du présent mémoire.

(6) Cf. Buvat, 1963 ; Kollmann, 1964 ; Maxe, 1964 ; Esau et Cronshaw, 1968a, b ; etc.

Des accumulations denses sont souvent présentes au niveau de leurs parois terminales (fig. 31). Il est fort possible que ce soit là des artéfacts, mais il s'agirait alors d'artéfacts *significatifs*, car des accumulations d'aspect comparable sont observées dans le phloème de *Psilotum*, par exemple (fig. 32; voir David, 1965).

d) Les noyaux des leptoïdes, enfin, présentent habituellement une dégénérescence tardive (fig. 28), vraisemblablement liée à celle du cytoplasme. Ils peuvent alors montrer une grande diversité d'aspects (Héban, 1964a) (7). La persistance — habituelle ou occasionnelle — de tels noyaux dégénérescents, ou fragments de noyaux, dans les éléments criblés du phloème, est aujourd'hui connue chez un nombre sans cesse croissant de Plantes vasculaires : *Psilotum* (David, 1965 ; cf. les fig. 29 et 30) ; *Isoetes* (cf. Paolillo, 1963) ; *Stylites*, Rauh et Falk, 1959 ; *Equisetum* [dans le protophloème seulement : Johnson (1933) ; Golub et Wetmore (1948)] ; *Ceratopteris cornuta* (Héban, 1969e) ; *Juniperus virginiana* L., *Larix decidua* Mill., *Picea mariana* B. S. P. (Evert et Alfieri, 1965) ; *Pinus spp.* (Evert et Alfieri, 1965 ; Wooding, 1966 ; ...) ; *Mimosa spp.* (Kundu et Saha 1967) ; *Ulmus americana* (Evert et coll., 1968) ; etc.

Par ailleurs, l'empilement de saccules aplatis visible contre le noyau d'un leptoïde, figure 33, est très comparable à ceux décrits par Maxe (1966) au niveau de la surface nucléaire, dans les éléments criblés en cours de différenciation chez *Polypodium vulgare*.

Des cellules parenchymateuses conservant un cytoplasme dense et bien structuré sont normalement associées aux leptoïdes différenciés (fig. 16, 17, 38A) : on peut les comparer au parenchyme phloémien des Cryptogames vasculaires. Des éléments à structure "intermédiaire" entre leptoïdes typiques et cellules parenchymateuses sont aussi fréquemment observés (voir p. 9). Ils feront l'objet d'une étude plus détaillée, destinée à préciser leur signification.

Le rôle effectif du leptome dans la conduction des substances organiques ayant été démontré (Eschrich et Steiner, 1967), le terme de *phloème* pourrait être aujourd'hui utilisé pour désigner ce tissu (Héban, 1969f).

(7) De tels noyaux peuvent être reconnus dans certaines figures de Tansley et Chick (*ouv. cit.*, fig. 16 et 21), et de Waenker von Dankenschweill (*ouv. cit.*, fig. 6). La figure 21 de Tansley et Chick est reproduite dans la figure 5 du présent mémoire.

VARIATIONS OBSERVEES DANS LA STRUCTURE ET LA REPARTITION DES TISSUS CONDUCTEURS CHEZ LES MOUSSES

L'étude histologique des Mousses actuelles montre l'existence d'importantes variations dans la structure interne de ces végétaux, notamment en ce qui concerne leurs tissus conducteurs (Lorentz 1867-69 ; Morin, 1893 ; Brotherus, 1924-25 ; Mägdefrau, 1935 ;...).

Diverses tentatives ont été faites de raccorder ces variations à l'écologie des formes qui les présentent. Buch (1945-47), en particulier, a proposé une classification écologique rendant compte du mode de relation hydrique de ces végétaux avec leur milieu.

Toutefois, il n'est pas rare de rencontrer des Mousses dont la structure interne ne peut être expliquée par une simple référence à leur écologie. Ainsi que le soulignait Morin dès 1893, "des mousses de station, de latitude et de terrains différents, ont souvent la même structure, tandis que des mousses de même milieu offrent de grandes différences anatomiques".

Avant de discuter de la signification de ces variations, je résumerai brièvement leurs modalités, telles qu'elles ressortent d'une étude systématique de la structure interne de la tige feuillée et de la soie dans les différents groupes de Mousses actuelles (voir également Lorch, 1931).

Chez les formes les mieux différenciées [Polytrichales (8), ...], hydroïdes et leptoïdes sont présents dans les deux phases (fig. 38). Remarquons toutefois que *les leptoïdes ne sont typiquement phloémiens que dans le gamétophyte*. Ceux de la soie, clairement identifiables à leur position et à leur aspect général (Vaisey, 1888 sqq.) le sont beaucoup moins — à tel point qu'ils ont parfois été considérés comme un tissu de protection du cordon d'hydroïdes (cf. Haberlandt, 1886), et comparés à un péricycle ou à un endoderme. Il s'agit d'ailleurs là d'un fait d'ordre général, et depuis longtemps reconnu : c'est dans la tige feuillée, et non dans le sporogone qui mène une vie plus ou moins parasitaire aux dépens de celle-ci, que l'on observe les structures les plus proches de celles connues du sporophyte des Plantes vasculaires.

Chez certains *Polytrichum* à structure régressée [*P. piliferum* Schreb., par exemple, déjà signalé par Tansley et Chick (1901)] les leptoïdes de la tige feuillée elle-même sont moins typiques, et parfois difficiles à localiser. Par ailleurs, on note, même chez les Polytrichales les mieux différenciées, l'existence de cellules à structure "intermédiaire", dont les caractères leptoïdiens sont plus ou moins bien tranchés. Il semble qu'une partie, au moins, de ces éléments établisse la liaison avec certaines cellules des traces foliaires dont l'infrastructure présente souvent également des caractères plus ou moins "leptoïdiens" : les *deuter* (Lorentz, 1867-69), encore appelés cellules du leptome des traces foliaires (Haberlandt, 1886), ou leptoïdes des traces foliaires (Tansley et Chick, 1901). L'existence d'une telle relation entre éléments spécialisés des traces foliaires et leptoïdes typiques du cylindre central a été depuis longtemps observée en microscopie optique (voir en particulier Tansley et Chick). Elle a été récemment redécrite sous le nom de "pont leptoïdien" (*Leptoidenbrücke*) par Eschrich et Steiner (1968).

(8) Une étude approfondie des Dawsoniales reste à faire.

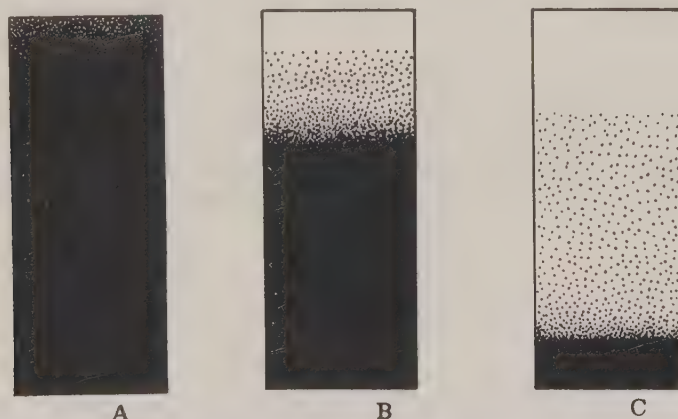
D'une façon générale, la structure interne de la plupart des Mousses est plus simple que celle qui caractérise les Polytrichales et formes voisines. Ceci est particulièrement net en ce qui concerne la tige feuillée.

Les types d'organisation fondamentaux suivants peuvent être reconnus :

- Mousses dont les deux phases présentent à la fois hydroïdes et leptoides (Polytrichales et formes voisines, *fig. 38*).
- Mousses dont le gamétophyte possède un cordon d'hydroïdes bien différencié, mais est dépourvu de leptoides, la soie présentant encore hydroïdes et leptoides (ex. : *Funaria hygrometrica* Hedw., *fig. 39*).
- Mousses dont la tige feuillée, comme la soie, ne possèdent plus qu'un cordon d'hydroïdes – et sont dépourvus de leptoides (ex : *Dicranum* spp. ; *Brachythecium* sp., *fig. 40*).
- Formes dont le gamétophyte est totalement dépourvu de tissus conducteurs, ceux-ci n'étant présents que dans la soie (ex : *Buxbaumia* ; *Neckera crispa* Hedw., *fig. 41*).
- Formes ne présentant plus aucun tissus conducteurs dans leurs deux phases (ex : diverses Orthotrichales).

Signalons enfin l'existence de formes dont le gamétophyte possède un faisceau conducteur, mais dont la soie, régressée ou disparue, en est dépourvue (ex : certains *Grimmia* ; Lorch, 1931).

Plusieurs de ces types d'organisation coexistent fréquemment, dans des proportions variables, à l'intérieur des divers taxons reconnus par les systématiciens.



Répartition des tissus conducteurs dans la tige feuillée de quelques ordres de Mousses (A, Polytrichales ; B, Eubryales ; C, Hypnobryales).

L'appréciation des différents pourcentages a été établie en se référant essentiellement aux genres :

- en blanc*, genres habituellement dépourvus de faisceau d'hydroïdes ;
- en pointillé*, genres dont les représentants ne possèdent en général qu'un cordon conducteur réduit ;
- en noir*, genres dont au moins les représentants les mieux développés possèdent un important cordon conducteur.

Les variations observées touchent également l'importance relative du cordon central d'hydroïdes. Les diagrammes ci dessus illustrent l'amplitude qu'elles peuvent prendre dans la tige feuillée de quelques ordres caractéristiques de Mousses. On y remarque le grand nom-

bre de formes dépourvues de cordon conducteur, ou ne possédant qu'un faisceau d'hydroïdes réduit, chez les Hypnobryales. De fait, l'observation montre que de nombreuses Mousses dans cette situation appartiennent aux groupes évolués d'Arthrodontes diplolépides.

Le cas des traces foliaires enfin, mérite d'être souligné. Depuis Lorentz (1867-69), il est classique de distinguer les "fausses" traces foliaires, qui n'entrent jamais en contact avec le faisceau axial, des "vraies", qui s'y raccordent. L'étude, à partir de séries complètes des coupes transversales, de diverses Mousses, n'a jusqu'à présent permis d'observer de "véritables" traces foliaires que chez les Polytrichales les mieux différenciées (Héban, 1969). Mais elle a également révélé l'existence, chez plusieurs d'entre elles, de structures "intermédiaires", caractérisées par un raccordement de *quelques* hydroïdes seulement — parfois un seul ou pas du tout — de chaque trace foliaire au cylindre central (Eschrich et Steiner, 1968 ; Héban, 1969). Un certain nombre de types d'organisation fondamentaux peuvent là-aussi être distingués (*fig. 42*) :

- Formes pourvues de traces foliaires se raccordant de façon relativement nette au cylindre central de la tige (cas des Polytrichales les mieux différenciées ; *fig. 42 A*).
- Mousses ne présentant plus qu'un raccordement lâche ou très lâche des traces foliaires avec le cylindre central (diverses Polytrichales ; *fig. 42 B*).
- Mousses dont les traces foliaires se perdent dans l'écorce, sans rejoindre le faisceau axial (diverses Funariales et Eubryales ; *Polytrichum commune* cultivé sous l'eau ; *fig. 42 C*).
- Mousses dont la feuille possède des hydroïdes dans sa nervure, mais ceux-ci ne pénètrent guère dans l'écorce (diverses Eubryales , quelques Dicranales, ...; *fig. 42 D*).
- Formes dont la tige possède encore un faisceau conducteur d'hydroïdes, mais dont les feuilles en sont totalement dépourvues (nombreuses Dicranales, etc. ; *fig. 42 E*).
- Espèces totalement dépourvues d'hydroïdes, dans la tige comme dans la feuille (nombreuses Orthotrichales, etc. ; *fig. 42 F*).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Certains auteurs au cours des dernières années, ont développé l'idée d'une origine polyphylétique des *Archégoniates*.

Toutefois, ainsi que le soulignait récemment Christensen (1957), il ne semble pas y avoir de raison décisive d'abandonner l'idée ancienne selon laquelle les Archégoniates constituent un groupe bien défini : en dépit de l'existence de caractères distinctifs non négligeables, faisant des Muscinées un embranchement "à part", les traits *communs* aux différentes lignées de Bryophytes et de Trachéophytes constituent un *ensemble* par trop impressionnant.

Au sein des Archegoniates ainsi comprises, un fait retient l'attention : *l'extrême similitude d'organisation qui existe entre les tissus conducteurs des Mousses les mieux différenciées, Polytrichales notamment, et ceux caractéristique du sporophyte des véritables Plantes vasculaires*. Deux interprétations de ce fait peuvent être retenues :

1 - il s'agit d'une convergence extraordinaire ;

2 - les tissus conducteurs de ces Mousses doivent être *homologués*, de façon plus ou moins précise, à ceux des Plantes vasculaires.

Le nombre et l'importance des caractères communs aux hydroïdes et aux trachéïdes d'une part, aux leptoïdes et aux cellules criblées du phloème des Trachéophytes d'autre part, empêchent aujourd'hui d'écarter à *priori* la seconde interprétation, en dépit de l'absence d'épaississements secondaires lignifiés dans les hydroïdes.

Par ailleurs, les types d'organisation variés qui caractérisent la structure interne des Mousses actuelles ont pu être reliés en des *séries continues* (p. 10sq), susceptibles, comme cela est souvent le cas lorsque l'on compare entre elles des formes actuelles, d'être lues dans les deux sens. L'absence de données paléontologiques en nombre suffisant (*voir* Jovet-Ast, 1967) interdit ici d'établir, avec rigueur, une succession de formes et de structures, ce qui, jusqu'à présent, n'a pu être réalisé que pour quelques exemples particuliers chez les Végétaux (Coniférophytes, Florin, 1951 ; Charophytes, Grambast, 1964 ; ...).

On doit toutefois remarquer que, chez les Mousses, de telles séries *se répètent régulièrement, de façon indépendante, à l'intérieur de groupes systématiques éloignés les uns des autres*.

Admettre, comme on le fait assez fréquemment, que la possession de tissus conducteurs puisse correspondre à un état secondairement acquis, suppose une multitude d'évolutions parallèles ayant conduit, à l'intérieur de très nombreuses lignées, à la réalisation indépendante d'hydroïdes et de leptoïdes.

Une interprétation plus simple consiste à voir dans l'absence de tissus conducteurs un *état dérivé*.

Certains faits s'accordent bien avec cette dernière interprétation et plaident en sa faveur :

— Les Mousses dont le gamétophyte est dépourvu de cordon conducteur, ou ne possède qu'un cordon réduit, appartiennent, pour une grande part, à des taxons généralement

considérés comme évolués par les systématiciens. Les autres correspondent à des formes spécialisées, dont le lien avec des groupes normalement pourvus de tissus conducteurs est, en général, incontestable (Héban, 1966b).

— Les Polytrichales, qui possèdent les éléments les plus proches de ceux des Plantes vasculaires, présentent ces éléments *dans leurs deux phases, haploïde et diploïde* : certains indices paraissent montrer que cela ait pu être également le cas chez les ancêtres des Plantes vasculaires actuelles, dont le gamétophyte aurait été vascularisé (cf. Holloway, 1939 ; Pant, 1960 ; Emberger, 1960 ; Merker, 1961 ; De Maggio, Morel et Wetmore, 1963 ; De Maggio, 1967 ; ...).

Ainsi que l'ont encore récemment montré Sharma et Chopra (1964), il y a tout lieu de penser que les *Polytrichales* constituent un groupe archaïque au sein des *Bryopsida*. Notons également que c'est dans les gamétophytes de grande taille d'une *Polytrichacée* (*Dendroligotrichum* sp.) et d'une *Dawsoniacée*, que Siegel a récemment (1969) pu démontrer la présence de polymères aromatiques qu'il assimile à de la *lignine*.

Est-il possible de raccorder cette hypothèse d'une évolution régressive de leurs tissus conducteurs, à ce que l'on sait du mode de vie des Mousses ? Il semble que les faits maintenant bien établis, concernant la physiologie de la conduction chez ces végétaux, puissent apporter un élément de réponse : divers travaux ont en effet démontré l'importance des phénomènes de conduction externe par capillarité au niveau de la tige feuillée, habituellement de taille réduite, des Mousses (Bowen, 1931 et 1933 ; Mägdefrau, 1935 ; etc.). La présence d'un manchon de rhizoïdes, l'imbrication des feuilles, le rapprochement des tiges en touffes denses, etc..., peuvent y contribuer. Chez de nombreuses formes, l'eau — qu'il s'agisse de rosée, de pluie ou d'eau de ruissellement —, et les substances dissoutes qu'elle renferme, peuvent être absorbées à tous les niveaux de la tige.

En outre, la petite taille des Mousses laisse une grande efficacité aux phénomènes de transfert de cellules parenchymateuses à cellules parenchymateuses, au travers de leurs parois terminales particulièrement riches en plasmodesmes. Ceci rendrait compte, en particulier, de l'absence d'éléments spécialisés pour la conduction des substances organiques (*leptoïdes*) dans la tige feuillée de la plupart d'entre elles.

Ainsi, l'appareil conducteur de la tige feuillée, bien qu'il soit effectivement fonctionnel — cela a été à plusieurs reprises démontré — n'apparaît plus, chez diverses formes *actuelles*, comme absolument indispensable. Il en résulte que les systèmes génétiques contrôlant la mise en place de ces tissus ne sont plus soumis à une sélection très rigoureuse de la part du milieu extérieur : ils peuvent se maintenir (la Paléontologie animale livre divers exemples du long maintien, et parfois même du développement, de structures ayant perdu une partie de leur signification), ou bien régresser à des degrés divers, *sans qu'il y ait toujours un lien net entre l'écologie et la structure interne des formes concernées*.

Notons que des régressions comparables du système conducteur ont pu être mises en évidence dans les sporophytes de taille réduite de certaines Plantes vasculaires, dont le mode de vie se rapproche de celui des Bryophytes (certains *Trichomanes* par exemple. Cf. Boodle, 1900 ; Bell, 1960 ; ...).

Ce qui précède ne se rapporte qu'à la tige feuillée des Mousses. Le cas de la soie, lorsqu'elle est normalement développée, est différent (cf. Ruhland, 1924) : elle n'apparaît pas adaptée, comme le gamétophyte, aux phénomènes de conduction externe par capillarité.

Et de fait, l'observation montre *qu'elle présente fréquemment un cordon conducteur différencié chez des formes où celui-ci a disparu de la tige feuillée*. Il est possible que sa diploïdie (ou son degré de ploïdie plus élevé chez les espèces polyploïdes) en soit responsable, mais d'autres mécanismes génétiques peuvent également intervenir.

Les Bryophytes autres que les Mousses *s. str.* n'ont pas été abordées dans ce mémoire. Un assez grand nombre d'entre elles présentent une remarquable spécialisation de certaines de leurs cellules, qui peuvent jouer un rôle important pour la mise en réserve ou la circulation de l'eau — les Marchantiales et les Sphagnales en constituent des exemples typiques. Toutefois, et à l'exception de quelques Hépatiques relativement isolées [diverses Pallaviciniées, notamment, récemment bien étudiées par Smith (1966) - *cf.* les *fig.* 43 à 46], ces formes ne montrent jamais de tissus conducteurs pouvant être rapprochés de ceux des Végétaux vasculaires par tout un *ensemble* de caractères.

De fait, seule l'étude approfondie de la structure interne des Mousses *s. str.* a permis, jusqu'à présent, d'apporter un réel support à l'idée, avancée à plusieurs reprises et sous des formes diverses (Kashyap, 1919 ; Jennings, 1928 ; Haskell, 1949 ; Chadeaud, 1949 sqq. ; Stebbins, 1960 ; etc.), que les Bryophytes pourraient avoir été l'objet d'une évolution régressive, notamment en ce qui concerne leurs tissus conducteurs.

Il en résulte que le modèle selon lequel Bryophytes et Trachéophytes dériveraient parallèlement d'une souche commune d'Archégoniates ancestrales, déjà pourvues dans leur gamétophyte et leur sporophyte de tissus conducteurs bien différenciés (ou susceptibles de réaliser ces tissus), ne saurait encore, à l'heure actuelle, s'imposer. Ce modèle a du moins le mérite de rendre compte d'un ensemble croissant de faits et d'interprétations : les données qui viennent d'être rapportées, concernant la structure interne des Mousses *s. str.*, en sont un exemple.

BIBLIOGRAPHIE

- AUGIER J., 1966. — Flore des Bryophytes. — Paris. 702 p.
- AXELROD D. I., 1959. — Evolution of the Psilophyte Paleoflora. — *Evolution*, **13** : 264-275.
- BASTIT M. E., 1891. — Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des Mousses. — *Rev. Gén. Bot.*, **3** : 255 sqq. Pl. 12-13.
- BELL P. R., 1960. — The morphology and cytology of sporogenesis of *Trichomanes proliferum*. — *New Phytologist*, **59** : 53-59.
- BERNARD N., 1909. — L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commensaux. — *Ann. Sci. Bot.*, 9e ser., **9** : 1-196.
- BERTRAND P., 1947. — Les Végétaux vasculaires. — Masson, Paris. 184 p.
- BIEHORST D.W., 1960. — Observations on tracheary elements. — *Phytomorphology*, **10** : 249-305.
- BOLD H. C., 1957. — Morphology of Plants. — Harper and Broth. 669 p.
- BONNIER G., 1907. — Sur la comparaison des Muscinées et des Cryptogames vasculaires. — *Rev. Gén. Bot.*, **19** : 513-521.
- BONNOT E.-J., 1967a. — L'infrastructure des plasmodemes de deux Bryales. — *C. R. Acad. Sc.*, série D, **264** : 2276-2279.
- 1967b. — Contributions à la connaissance structurale de l'apex du gamétophyte feuillé des Bryales. — *Thèse*, Dijon. 273 p.
- BOODLE L. A., 1900. — Comparative anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizeaceae and Gleicheniaceae. I. On the anatomy of the Hymenophyllaceae. — *Ann. Bot.*, **14** : 455-496.
- BOPP M. et STEHLE E., 1957. — Zur Frage der Wasserleitung im Gametophyten und Sporophyten der Laubmoose. — *Zschr. Bot.*, **45** : 161-174.
- BOWEN F. S., 1931. — Water conduction in *Polytrichum commune*. — *Ann. Bot.*, **45** : 175-200.
- 1933. — The mechanism of water conduction in the Musci considered in relation to habitat. Pts I-III. — *Ann. Bot.*, **47** : 401-422, 635-661, 889-912.
- BOWER F. O., 1908. — The Origin of a Land Flora. — London. 727 p. (réédité par Hafner, New York, 1959).
- 1935. — Primitive Land Plants. — London. 658 p. (réédité par Hafner, New York, 1959).
- BOUREAU E., édité, 1967. — Traité de Paléobotanique. II. Bryophyta, Psilophyta, Lycophta. 845 p.
- BROTHERUS F. V., 1924-1925. — Musci, in Engler et Prantl., *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Bd. 10-11. Leipzig.
- BUCH H., 1932. — Morphologie und Anatomie der Hepaticae, in VERDOORN, *Manual of Bryology*, La Haye.
- 1945-1947. — Ueber die Wasser und Mineralstoffversorgung der Moose. — *Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol.*, **IX**, **16** : 1-44 ; **20** : 1-61.
- 1947. — De l'adaptation des Bryophytes, des Algues et des Lichens aux conditions d'humidité et de la concentration de la solution nutritive dans les milieux naturels. — *Rev. bryol. Lichénol.*, **16** : 54-59.
- BUVAT R., 1963. — Les infrastructures et la différenciation des cellules criblées de *Cucurbita pepo* L. — *Portug. Acta Biol.*, série A, **7** : 249-299.
- 1964 a. — Infrastructures protoplasmiques des vaisseaux du métaxylème de *Cucurbita pepo* au cours de leur différenciation. — *C. R. Acad. Sc.*, **258** : 5243-5246.
- 1964 b. — Comportement des membranes plasmiques lors de la différenciation des vaisseaux (métaxylème de *Cucurbita pepo*). — *C. R. Acad. Sc.*, **258** : 5511-5514.
- 1965. — Les bases cytologiques de la différenciation et de la dédifférenciation chez les Plantes. In : *Encyclopedia of Plant physiology*, vol. xv. Springer, Berlin.
- 1968. — Différenciation des cellules criblées du protophloème dans les jeunes racines d'Orge (*Hordeum sativum*). — *C. R. Acad. Sc.*, **267**, sér. D : 406-408.
- CAMPBELL D. H., 1891. — On the relationships of the *Archegoniatae*. — *Bot. Gaz.*, **16** : 323-333.
- 1917. — Growth of isolated sporophytes of *Anthoceros*. — *Proc. Nat. Acad. Sc. (US)*, **3** : 494-496.
- 1918. — The structure and development of mosses and ferns. — New York.
- 1920. — Studies in some East Indian Hepaticae. *Calobryum blumei* N. ab E. — *Ann. Bot.*, **34** : 1-12.
- 1924. — A remarkable development of the sporophyte in *Anthoceros fusiformis*. — *Ann. Bot.*, **38** : 473-483.
- 1925. — The relationships of the *Anthocerotaceae*. — *Flora*, **118/119** : 62-74.

- CASTLE H., 1946. — Bryophytes, in SINNOT et WILSON, *Botany, principles and problems*.
- CHADEFAUD M., 1949. — Le sporophyte des Plantes supérieures. — *Revue Scientifique*, 87 (3 302) : 89-112.
- 1950. — Les Psilotinées et l'évolution des Archégoniates. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 97 : 99-100.
- 1960. — Les Végétaux non vasculaires, in CHADEFAUD et EMBERGER, *Traité de Botanique*. Paris. 1018 p.
- CHALONER W. G., 1960. — The Origin of vascular Plants. — *Science Progress*, 48 : 524-534.
- CHOPRA R.S., 1967. — Relationship between Liverworts and Mosses. — *Phytomorphology*, 17 : 70-78.
- CHRISTENSEN T., 1954. — Some considerations on the phylogeny of the Bryophyta. — *Bot. Tidskr.*, 51 : 53-58.
- 1957. — Remark on the phylogeny of the Bryophyta. — *Bot. Tidskr.*, 53 : 317.
- CHURCH A. H., 1919. — Thalassiphyta and the subaerial Transmigration. — Oxford. 95 p.
- COESPELD F., 1892. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. — *Bot. Zeit.*, 1 : 153, 170, 186.
- CRAFTS A. S., 1939. — The relation between structure and fonction of the phloem. — *Am. J. Bot.*, 26 : 172-177.
- CRONQUIST A., 1960. — The Divisions and Classes of Plants. — *Bot. Rev.*, 26 : 425-482.
- CZANINSKY Y., 1968. — Etude cytologique de la différenciation cellulaire du bois de Robinier. I. — Différenciation des vaisseaux. — *J. Microscopie*, 7 : 1051-1068.
- DAVID A., 1965. — Contribution à l'Etude des Psilotales. — *Thèse*, Lyon, 150 p.
- DE MAGGIO A. E., 1967. — Induction of vascular tissue in prothalli of lycopods and ferns (Abstract). — *Am. J. Bot.*, 54 : 631.
- MOREL G. et WETMORE R., 1963. — Indication de tissu vasculaire dans le prothalle de fougère. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, 256 : 5196-5199.
- EAMES A. J., 1936. — Morphology of vascular plants. Lower groups. — New York. 433 p.
- EMBERGER L., 1944. — Les Plantes fossiles dans leurs rapports avec les Végétaux vivants. — Paris. 492 p.
- 1960. — Les Végétaux vasculaires, in CHADEFAUD et EMBERGER, *Traité de Botanique*. Paris. 1540 p.
- 1968. — Les Plantes fossiles dans leurs rapports avec les Végétaux vivants. — Nouvelle édition. 758 p.
- ENCYCLOPEDIA OF PLANT PHYSIOLOGY, W. Ruhland éd., vol. XV, Differentiation and Development. — Part I (1965), 1647 p. ; Part II (1965), 1362 p., *Springer-Verlag*, Berlin.
- ESAU K., 1939. — Development and structure of the phloem tissue. — *Bot. Rev.*, 5 : 373-432.
- 1950. — Development and structure of the phloem tissue II. — *Bot. Rev.*, 16 : 67-114.
- et V.I. CHEADLE, 1965. — Cytologie studies on phloem. — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 36 : 253-344, 31 pl.
- V.I. CHEADLE et GIFFORD E. M., 1953. — Comparative structure and possible trends of specialisation of the phloem. — *Am. J. Bot.*, 40 : 9 - 19.
- V.I. CHEADLE et R.H. GILL, 1966. — Cytology of differentiating tracheary elements. — *Am. J. Bot.*, 53 : 756-764 et 765-771.
- et J. CRONSHAW, 1968a. — Endoplasmic reticulum in the sieve elements of *Cucurbita*. — *J. Ultrastructure Res.*, 23 : 1-14.
- — 1968b. — Plastids and mitochondria in the phloem of *Cucurbita*. — *Can. J. Bot.*, 46 : 877-880.
- ESCHRICH W. et H.B. CURRIER, 1964. — Identification of callose by its diachrome and fluorochrome reactions. — *Stain Technol.*, 39 : 303-307.
- et STEINER M., 1967. — Autoradiographische Untersuchungen zum Stofftransport bei *Polytrichum commune*. — *Planta*, 74 : 330-349.
- — 1968a. — Die Struktur der Leitgewebesystems von *Polytrichum commune*. — *Planta*, 82 : 33-49.
- — 1968b. — Die submikroskopische Struktur der Assimilatleitbahnen von *Polytrichum commune*. — *Planta*, 82 : 321-336.
- EVERT R. F. et F. ALFIERI, 1965. — Ontogeny and structure of coniferous sieve cells. — *Am. J. Bot.*, 52 : 1058-1066.
- , C. M. TUCKER et J. D. DAVIS. — Aspects of sieve-tube member ontogeny and structure in *Ulmus americana* (Abstract). — *Am. J. Bot.*, 55 : 716.
- FINOCCHIO A.F., 1967. — Pitting of cells in Moss gametophores. — *Bull. Torrev Bot. Club*. 94 : 18-20.
- FLORIN R., 1951. — Evolution in Cordaites and Conifers. — *Acta Horti Bergiani*, 15 : 285-388.
- FLORKIN M., 1966. — Aspects moléculaires de l'adaptation et de la phylogénie. — Masson, Paris. 259 p.
- GATIN C. L., 1924. — Dictionnaire de Botanique. — Lechevalier, Paris.
- GJOKIC G., 1895. — Ueber die chemische Beschaffenheit der Zellhäute bei den Moosen. — *Osterr. Bot. Zschr.*, 45 : 330-334.

- GOLUB S. J. et R. WETMORE, 1948. — Studies of development in the vegetative shoot of *Equisetum arvense* L. II. The mature shoot. — *Am. J. Bot.*, **35** : 767-781.
- GOEBEL K., 1905. — Organography of plants. Part II. Special organography. — (Trad. I. B. BALFOUR). Oxford.
- 1906. — Beiträge zur kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. — *Flora*, **96** : 1-202.
- GRAMBAST L., 1964. — Précisions nouvelles sur la phylogénie des Charophytes. — *Natur. monspel.*, sér. bot., **16** : 71-77.
- HABERLANDT G., 1883. — Ueber die physiologische Funktion des Centralstranges im Laubmoostämmchen. — *Ber. Dtsch. Bot. Gessellsch.*, **1** : 263-268.
- 1884. — Ueber Wasserleitung im Laubmoostämmchen. — *Ber. Dtsch. Bot. Gessellsch.*, **2** : 467-471.
- 1886. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. — *Jb. F. Wiss. Bot.*, **17** : 359-498.
- 1914. — Physiological plant anatomy. — (Trad. DRUMMOND). Londres.
- HASKELL G., 1949. — Some evolutionary problems concerning the Bryophyta. — *The Bryologist*, **52** : 49-57.
- HEBANT C., 1964a. — Sur les Leptoïdes des Bryophytes. — *C. R. Acad. Sc.*, **258** : 3339-3341, Pl. I-II.
- 1964b. — Signification et évolution des tissus conducteurs chez les Bryophytes. — *Natur. monspel.*, **16** : 79-86.
- 1966a. — Différenciation des tissus conducteurs dans la tige feuillée de *Polytrichum juniperinum* Willd. (Mousses polytrichales). — *C. R. Acad. Sc.*, **262** : 2585-2588, Pl. I-II.
- 1966b. — Précisions nouvelles sur la signification et la répartition des tissus conducteurs dans la tige feuillée des Mousses. — *C. R. Acad. Sc.*, **263** : 1065-1068, Pl. I.
- 1967a. — Sur la comparaison des tissus conducteurs des Bryophytes et des Plantes vasculaires. — *C. R. Acad. Sci.*, **264** : 901-903, Pl. I-II.
- 1967b. — Structure et différenciation des tissus conducteurs dans le gamétophyte des *Polytrichum*. — *Natur. monspel.*, **18** : 293-297, Pl. I-XV.
- 1968a. — Remarques sur le phloème des Cryptogames vasculaires et son évolution. — *C. R. Acad. Sc.*, **266** : 2190-2192.
- 1968b. — Observations en microscopie à fluorescence sur la répartition de la callose chez les Mousses (Bryopsida). — *Natur. monspel. Bot.*, **19** : 75-78, Pl. I.
- 1968c. — L'évolution des tissus conducteurs chez les Mousses s. str. (Bryopsida). — *Rev. Bryol. et Lichén.*, **36** : 111-113.
- 1969a. — Différenciation des tissus conducteurs dans la tige feuillée de *Polytrichum juniperinum* Willd. (Mousses Polytrichales). II. Aspects infrastructuraux observés au cours de la différenciation des hydroides. — *C. R. Acad. Sc.*, **268**, série D : 2893-2895.
- 1969b. — Elaborations membranaires et processus de dégénérescence cytoplasmique au cours de la différenciation des hydroides dans la tige feuillée de *Polytrichum commune* L. et *P. juniperinum* Willd. — *C. R. Acad. Sc.*, **269**, série D : 1951-1954.
- 1969c. — Observations sur les traces foliaires des Mousses s. str. (Bryopsida). I. Les hydroides et leurs relations avec le cylindre central. — *Rev. Bryol. Lichénol.*, **36**, fasc. 3-4, (à l'impression).
- 1969d. — Sur l'évolution des tissus conducteurs chez les Mousses : une interprétation nouvelle. — *Rev. Bryol. Lichénol.*, **36**, fasc. 3-4, (à l'impression).
- 1969e. — Observations sur le phloème de quelques Filicinées tropicales. — *Natur. monspel.*, Sér. bot., **20** : 135-196, Pl. I-XLVII.
- 1969f. — Nouvelles observations sur le leptome de la tige feuillée des *Polytrichum*. — *C. R. Acad. Sc.*, **269** : 2530-2533.
- et F. PREVOST, 1968. — Infrastructure des tissus conducteurs dans le gamétophyte de *Polytrichum formosum* Hedw. (Mousses Polytrichales). — *C. R. Acad. Sc.*, **267**, série D : 2120-2122.
- HEDWIG J., 1782. — Fundamentum Historiae Naturalis Muscorum Frondosorum. Leipzig.
- HERZOG Th., 1925. — Anatomie der Lebermoose, in LINSBAUER, *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin.
- HOLLOWAY J. E., 1939. — The gametophyte, embryo and young rhizome of *Psilotum triquetrum*. — *Ann. Bot.*, **3** : 313-336.
- JEFFREY C., 1962. — The Origin and Differentiation of the Archegoniatae Land-Plants. — *Bot. Notiser*, **115** : 446-454.
- JENNINGS O. E., 1928. — The ancestry of Mosses. — *Bryologist*, **31** : 10-15.
- JOHNSON M. A., 1933. — Origin and development of tissues in *Equisetum scirpoides*. — *Bot. Gaz.*, **94** : 469-494.
- JOVET-AST S., 1967. — Bryophyta, dans Ed. Boureau, *Traité de Paléobotanique*, II. Paris.
- JUST T., 1945. — The proper designation of vascular Plants. — *Bot. Rev.*, **11** : 299-309.

- KASHYAP S. R., 1919. — The relationships of Liverworts especially in the light of some recently discovered himalayan forms. — *Proc. Asiat. Soc., Bengal, N. S.*, 15 : cl II.
- 1929. — Liverworts of the western Himalayas and the Panjab plain. — Univ. Panjab. ed. 2 vol.
- KHANNA K. R., 1965. — Differential evolutionary activity in Bryophytes. — *Evolution*, 18 : 652-670.
- KIDSTON R. et W. H. LANG., 1917-1921. — On Old Red Sandstone plants showing structure from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire, Pts I-V. — *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 51-52.
- KOLLMANN R., 1964. — On the fine structure of the sieve element protoplast. — *Phytomorphology*, 14 : 247-264.
- KUNDU B. C. et B. SAHA, 1967. — Cytohistological studies of the phloem in *Mimosa pudica* and related species. — *Trans Bose Res. Inst.*, 30 : 205-213.
- LIGNIER O., 1903. — Equisetales et Sphenophyllales. Leur origine filicinéenne commune. — *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 5e ser., 7 : 93-137.
- 1908. — Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. — *C. R. Assoc. Fr. Av. Sc.*, Clermont-Ferrand : 530-542 (réimprimé ds *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1911 : 35-62).
- 1914. — Titres et travaux scientifiques. — Laval, 120 p.
- LISON L., 1960. — Histochimie et cytochimie animales. — 2 vol. Gauthier-Villars, Paris.
- LIST A. Jr., 1958. — The embryogeny and seedling development of *Gleditsia triacanthos* L. Thèse. Cornell Univ.
- LORCH W., 1931. — Anatomie der Laubmoose, in LINSBAUER, *Handbuch der Pflanzenanatomie*, VII. Berlin.
- LORENTZ P. G., 1867. — Studien zur vergleichenden Anatomie der Laubmoose. — *Flora*, N. Reihe, 25 : 241 sqq. ; Pl. 8-12.
- 1867-1869. — Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. — *Jb. f. Wiss. Bot.*, 6 : 363-466 ; Pl. 21-28.
- MÄGDEFRAU K., 1935. — Untersuchungen über die Wasserversorgung des Gametophyten und Sporophyten der Laubmoose. — *Zschr. Bot.*, 29 : 337-375.
- MAGROU J., 1950. — Sur l'origine des Plantes vasculaires. — *C. R. Acad. Sc.*, 230 : 253-255.
- MANSKAJA S. M., 1958. — Zur phylogenese des Lignins. — *Proc. 4 th Int. Cong. Biochem.*, Vol. II : 215-226.
- MANTON I., 1950. — Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. — Cambridge.
- 1955. — Pteridology, in "A Century of Progress in the natural Sciences". — California Academy of Sciences, San Francisco : 301-321.
- MAXE M., 1964. — Aspects infrastructuraux des cellules criblées de *Polypodium vulgare* (Polypodiaceae). — *C. R. Acad. Sci.*, 258 : 5701-5704.
- 1965. — Aspects infrastructuraux des cellules du parenchyme phloémien de *Polypodium vulgare*. — *C. R. Acad. Sci.*, 260 : 5609-5612.
- 1966. — Etude de la dégénérescence nucléaire dans les cellules criblées de *Polypodium vulgare* (Polypodiaceae). — *C. R. Acad. Sci.*, 262, sér. D : 2211-2214.
- MEEUSE, A. D. J., 1966. — The early evolution of the Archegoniatae : A re-appraisal. — *Acta Bot. Neerlandica*, 15 : 162-177.
- MERKER H., 1958. — Zum fehlenden Gliede der Rhynien flora. — *Bot. Not.*, 111 : 608-618 (Cité dans PANT, 1960).
- 1959. — Analyse der Rhynien-Bases und Nachweis des Gametophyten. — *Bot. Not.*, 112 : 441-452 (Cité dans PANT, 1960).
- 1961. — Entwurf zur Lebenskreis-Rekonstruktion der Psilophytales Nebst phylogenetischem Ausblick. — *Bot. Not.*, 114 : 88-102.
- MORIN F., 1893. — Anatomie comparée et expérimentale de la Feuille des Muscinées. Anatomie de la nervure appliquée à la classification. — *Thèse*, Rennes. 139 p., 24 pl.
- NECKER N. de, 1774. — Physiologie des Corps organisés (édition française de l'ouvrage *Physiologia muscorum*, publié à Manheim).
- PANT D. D., 1960 (1962). — The gametophyte of the Psilophytales. — *Proc. Summer School Bot.*, Darjeeling : 276-301.
- PAOLLILLO O. H., 1963. — The developmental anatomy of *Isoetes*. — Illinois Biological Monographs (31).
- et J. A. REIGHARD, 1967. — Ultrastructural features of some polytrichaceous moss leaves. — *Bryologist*, 70 : 61-69.
- PARIHAR N. S., 1959. — Bryophyta (3^d ed.). Allahabad. 308 p.
- PICHI-SERMOLLI R. E. G., 1959. — Pteridophyta, in "Vistas in Botany", W. B. Turrill, Pergamon Press, London. p. 421-493.
- POELT J., 1961 (1962). — Systematik der Moose. — *Fortschr. Bot.*, 24 : 69-80.
- POTONIE H., 1883. — Ueber die Zusammensetzung der Leitbündel den Gefässkryptogamen. — *Jb. Königlichen bot. Gart.*, 2 : 233-278.

- PROSKAUER J., 1960. — Studies on Anthocerotales VI. On spiral thickening in the columella and its bearing on phylogeny. — *Phytomorphology*, 10 : 1-19.
- RAUH W. et H. FALK, 1959. — *Stylites* E. Amstutz, ein neue Isoëtacee aus den Hochanden Perus. 2. — *Sitz.-Ber. Heidelberg Akad. Wiss., math. naturwissensch. Kl.*, 1959, 2 : 1-76.
- RICHARDS P. W., 1951. — Evolutionary trends and classification in the Bryophyta. — *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc.*, Sci. sect., 6 : 58-60.
- 1959. — Bryophyta, in "Vistas in Botany", W. B. Turrill ed., Pergamon Press, London, p. 387-420.
- ROBBINS W. W., T. E. WEIER and C. R. STOCKING, 1965. — *Botany. An introduction to Plant Science* (3^d ed.). Wiley ed.
- ROLAND J.C. et D. SANDOZ, 1969. — Détection cytochimique des sites de formation des polysaccharides prémembranaires dans les cellules végétales. — *J. Microscopie*, 8 : 263-268.
- RUHLAND W., 1924. — Musci. Allgemeiner Teil, dans ENGLER et PRANTL, *Die Naturlichen Pflanzenfamilien*. Bd. 10.
- SALMON J., 1946. — Différenciation des tubes criblés chez les Angiospermes. Recherches cytologiques. — *Thèse*, Paris.
- SALO M. L., 1957. — Lignin studies. II. The lignin content and properties of lignin in different materials. — *Maataloustieteellinen Aikakauskirja*, 29 : 202-210.
- SASS J., 1958. — Botanical microtechnique. — 3^e éd., *Iowa State College Press*, Ames.
- SCHIMPER W. P., 1848. — Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses. — *Thèse*, Strasbourg.
- SHARMA P. D., 1963. — Cytology of some himalayan *Polytrichaceae*. — *Caryologia*, 16 : 111-120.
- et CHOPRA R. S., 1964. — The life history of *Lyellia crispa* R. Br. — *Bryologist*, 67 : 329-343.
- SIEGEL S. M., 1962. — The plant cell wall. Pergamon Press. 123 p.
- 1969. — Evidence for the presence of lignin in Moss gametophytes. — *Am. J. Bot.*, 56 : 175-179.
- SMITH G. M., 1955. — Cryptogamic Botany II. Bryophytes and Pteridophytes (2^d ed.). New York. 399 p.
- SMITH J. L., 1964. — Water-conducting system of *Symphyogyna*. — *Nature*, 202 : 617.
- 1966. — The liverworts *Pallavicinia* and *Symphyogyna* and their conducting system. — *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 39 : 1-46, 17 pl.
- SPORNE K. R., 1959. — On the phylogenetic classification of Plants. — *Am. J. Bot.*, 46 : 385-394.
- STEBBINS G. L., 1950. — Variation and Evolution in Plants. — New York.
- 1960. — The comparative evolution of genetic systems, in Sol Tax, *Evolution after Darwin*, vol. I, The University of Chicago Press. P. 197-226.
- STEERE W. C., 1955. — Bryology, in "A Century of Progress in the Natural Sciences. California Academy of Sciences, San Francisco. P. 267-299.
- 1958. — Evolution and speciation in mosses. — *Am. Nat.*, 92 : 5-20.
- STEINBOCK H., 1954. — Gedanken zur Phylogenie der Moose, eine entwicklungsgeschichtliche studie. — *Agron. Lusit.*, 16 : 115-149.
- 1959. — Moose und Farnprothallien. — *Agron. Lusit.*, 21 : 177-191.
- STEWART W. N., 1959. — Origin of vascular Plants : Monophyletic or Polyphyletic ? — *C. R. IXe Cong. Int. Bot.*, Montréal, 2 : 382-383.
- 1960. — More about the origin of vascular Plants. — *Plant Sci. Bull.*, 6 (5) : 1-5.
- STRASBURGER E., 1891. — Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. — *Histologische-beiträge*, vol. 3.
- STUDHALTER R. A., 1938. — Independance of the Sporophyte in *Riella* and *Sphaerocarpus*. — *Ann. Bryol.*, 11: 153-154.
- TAKHTAJAN A. L., 1954.(1959). — Essays on the evolutionary morphology of plants (trad. O. H. GANKIN, ed. G. L. STEBBINS). — *Am. Inst. Biol. Sc.*
- TANSLEY A. G. et E. CHICK, 1901. — Notes on the conducting tissue-system in Bryophyta. — *Ann. Bot.*, 15 : 1-38.
- THIERY J.-P., 1967. — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. — *J. Microscopie*, 6 : 987-1018.
- TREUB M., 1890. — Etudes sur les Lycopodiacees. — *Ann. Jardin.Bot. Buitenzorg*, 8 : 1 - 37
- UNGER Fr., 1861. — Ueber den Anatomischen Bau des Moostammes. — *Sitzungsb. d. Kais. Akad. d. Wissen. Wien*, 43 : 497-518.
- VAISEY J. R., 1888a. — On the anatomy and development of the sporogonium of the Mosses. — *J. Linn. Soc., Bot.* 24 : 262-285.
- 1888b. — The transpiration of the sporophore of the Musci. — *Ann. Bot.*, 1 : 73-74.

- VAISEY J. R., 1891. — On the morphology of the sporophyte of *Splachnum luteum*. — *Ann. Bot.*, 5 : 1-10.
- VAN DER WIJK R., 1932. — Morphologie und Anatomie der Musci, in VERDOORN, *Manual of Bryology*. La Haye.
- VERDOORN Fr., 1932. — *Manual of Bryology*. La Haye. 486 p. (réédité par Asher, Amsterdam, 1967).
- WAENKER VON DANKENSCHWEIL H., 1915. — Beiträge zur Anatomie der Laubmoose. — *Thèse*, Freiburg.
- WALLAND A. et H. KINZEL, 1966. — Ueber die Zusammensetzung der Zellsäfte bei Archegoniaten. — *Flora*, 156 : 597-633.
- WATSON E. V., 1964. — The structure and life of Bryophytes. — Londres. 192 p.
- WIGGLESWORTH G., 1956. — Further notes on *Polytrichum commune* L. — *Trans. British Bryol. Soc.* 3 : 115-120.
- WOODING F. B. P., 1966. — The development of the sieve elements of *Pinus pinea*. — *Planta*, 69 : 230-243.
- 1969. — Absorptive cells in protoxylem : association between mitochondria and the plasma-lemma. — *Planta*, 84 : 235-238.
- ZACHERL H., 1956. — Physiologische und ökologische untersuchungen über die innere wasserleitung bei Laubmoosen. — *Zschr. Bot.*, 43 : 409-36.
- ZIMMERMANN W., 1932. — Phylogeny, in VERDOORN, *Manual of Bryology*, La Haye.
- 1955. — Phylogenie des Archegoniaten-Generationswechsels. — *Feddes Repertorium sp. nov. Regn. Veget.*, 58 : 283-307.
- 1959. — Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart. 777 p.
- 1952. — Main results of the "Telome Theory". — *The Palaeobotanist*, 1 (B. Sahni mem. vol.) : 456-470.

ADDENDUM

- ESAU K., 1969. — The phloem. In : *Encyclopedia of Plant Anatomy*, V/2. 505 p.

PLANCHES

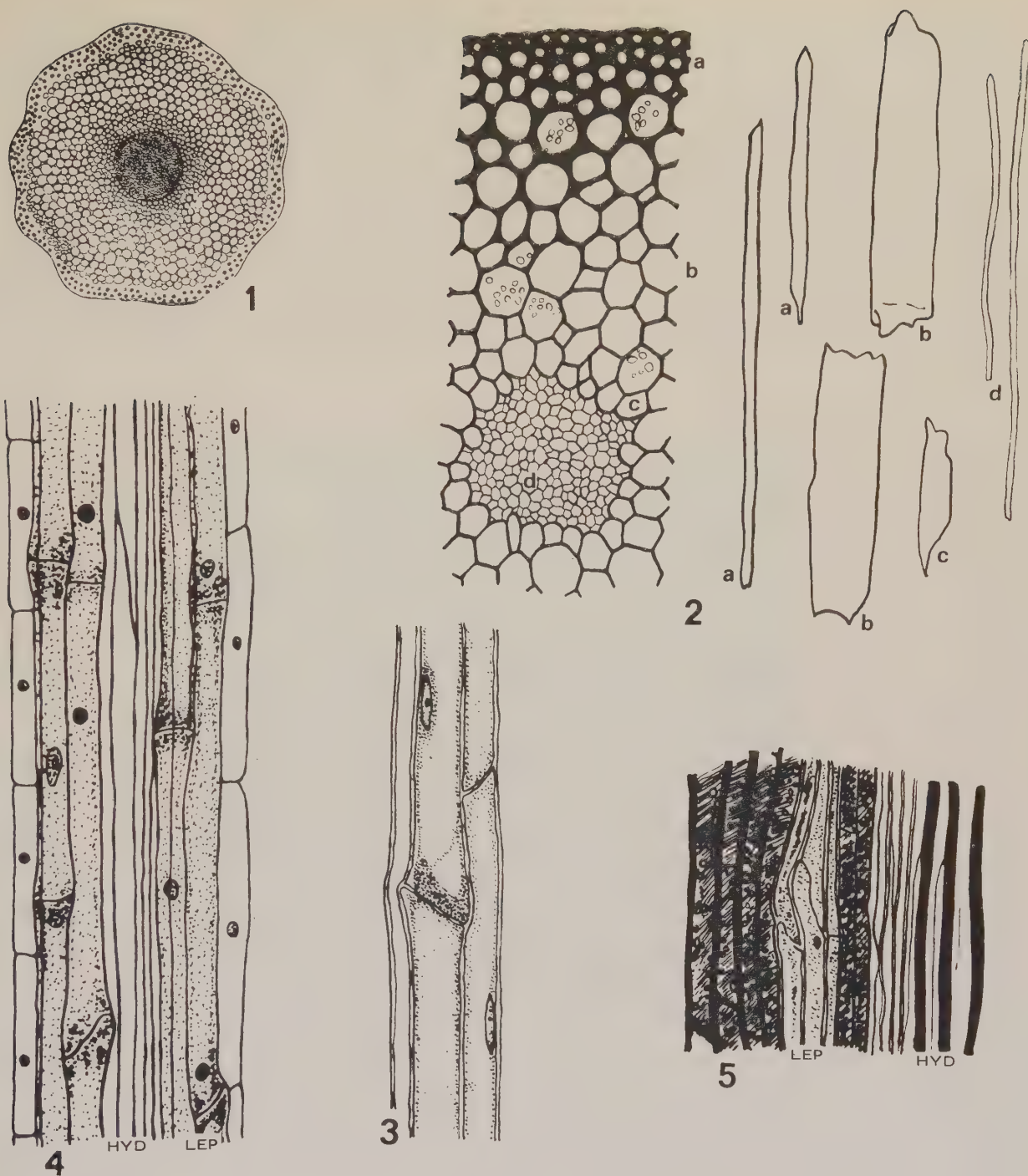


PLANCHE I : FIGURES ANCIENNES SE RAPPORTANT A L'ANATOMIE ET A L'HISTOLOGIE DES MOUSSES

Fig. 1 (tiré de Hedwig, 1782). — Coupe transversale dans le gamétophyte de *Mnium hornum* Hedw.

Fig. 2 (tiré de Unger, 1861 ; présentation modifiée). — Structure interne de la tige feuillée chez *Bryum latifolium* Br. eu.
Les lettres a, b, c, d, permettent d'établir les correspondances entre la coupe et les cellules observées en dilacération (d : hydroides).

Fig. 3 (pris dans Haberlandt, 1886). — Eléments du leptome, à allure de tubes criblés (siebröhrenähnliche leptomzellen), observés dans la tige feuillée de *Polytrichum juniperinum* Willd.

Fig. 4 (détail d'une figure de Vaisey, 1888). — Coupe longitudinale dans le faisceau conducteur de la soie d'*Atrichum undulatum* Beauv.

Fig. 5 (d'après Tansley et Chick, 1901). — Coupe longitudinale dans la tige feuillée de *Polytrichum commune* L. Détail montrant la structure des tissus conducteurs à la périphérie du cordon central.

(Les figures 2 à 5 ont été redessinées d'après les illustrations des publications originales).

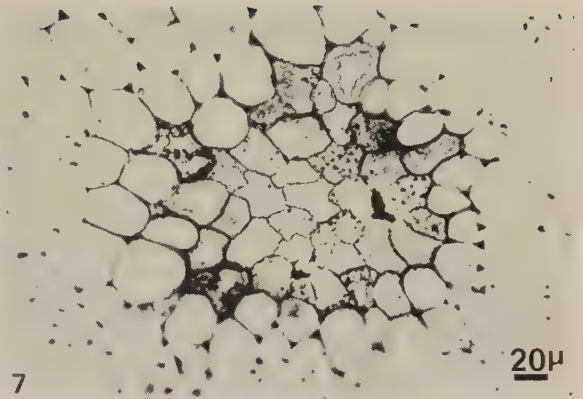
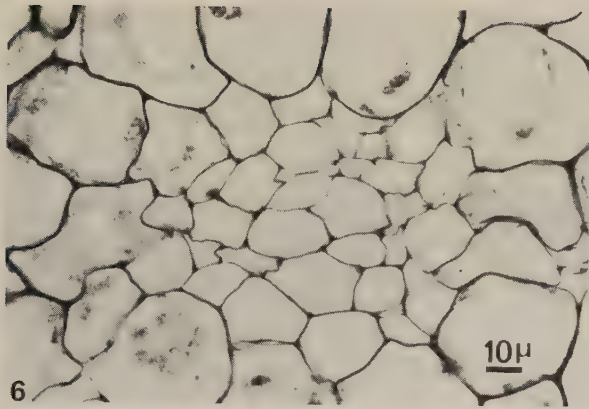


PLANCHE II :

Fig. 6. – *Funaria hygrometrica* Hedw. Coupe transversale dans la tige feuillée, montrant la structure du faisceau axial d'hydroides (x 420).

Fig. 7. – *Rhynia Gwynne-Vaughani* K. et L. Stèle. (x 220).

Fig. 8. – *Polytrichum commune* L. Coupe transversale dans la tige feuillée. Détail d'une portion du cordon conducteur central, observé en microscopie électronique à balayage. Les parois latérales des hydroides sont ici relativement épaisses. Leurs parois terminales de contact, fortement inclinées, restent fines. (x 2200). Comparer avec la figure 11. (Cliché réalisé au Laboratoire de Géologie du Muséum, Paris. Bossy phot.).

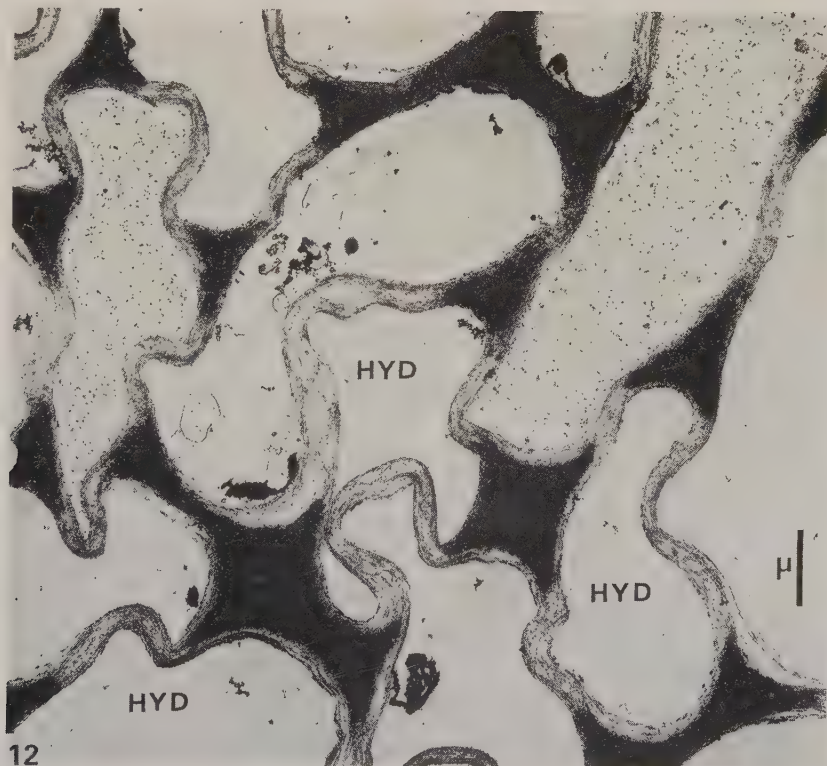
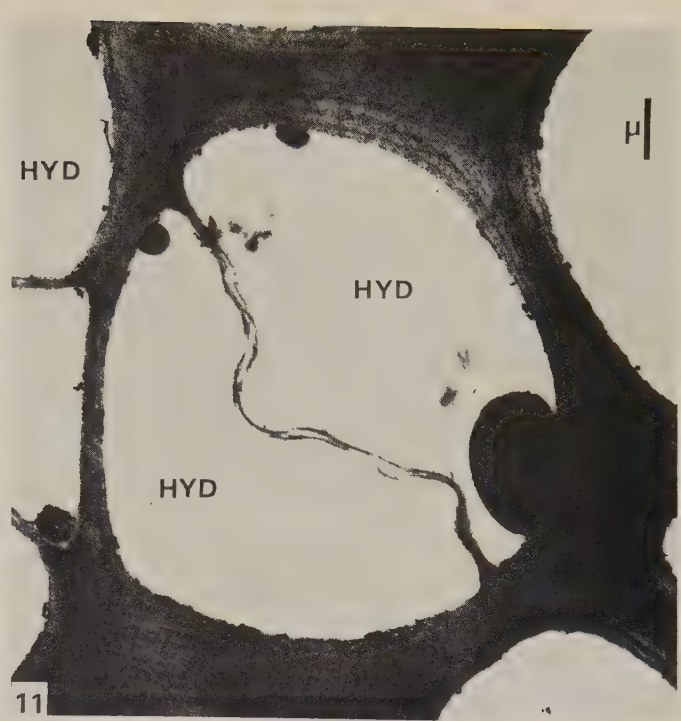
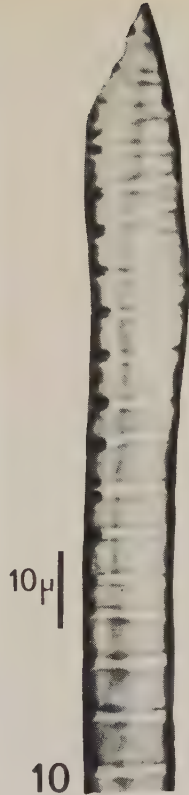
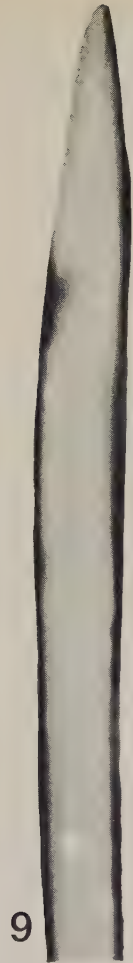


PLANCHE III :

Fig. 9. — Hydroïde de *Mnium* (x 1000).

Fig. 10. — Trachéide d'*Equisetum* (x 1000).

Fig. 11-12. — Hydroïdes du cordon axial de la tige feuillée chez *Polytrichum juniperinum* Willd (fig. 11) et *Dicranum scoparium* Hedw. (fig. 12). Seules des gouttelettes lipidiques (L), ainsi que quelques vésicules ou inclusions d'origine indéterminée persistent dans ces éléments à maturité. Remarquer également la structure de leurs parois. (Coupes transversales. G-Os/Mn. fig. 11, x 7900 ; fig. 12, x 10 000).

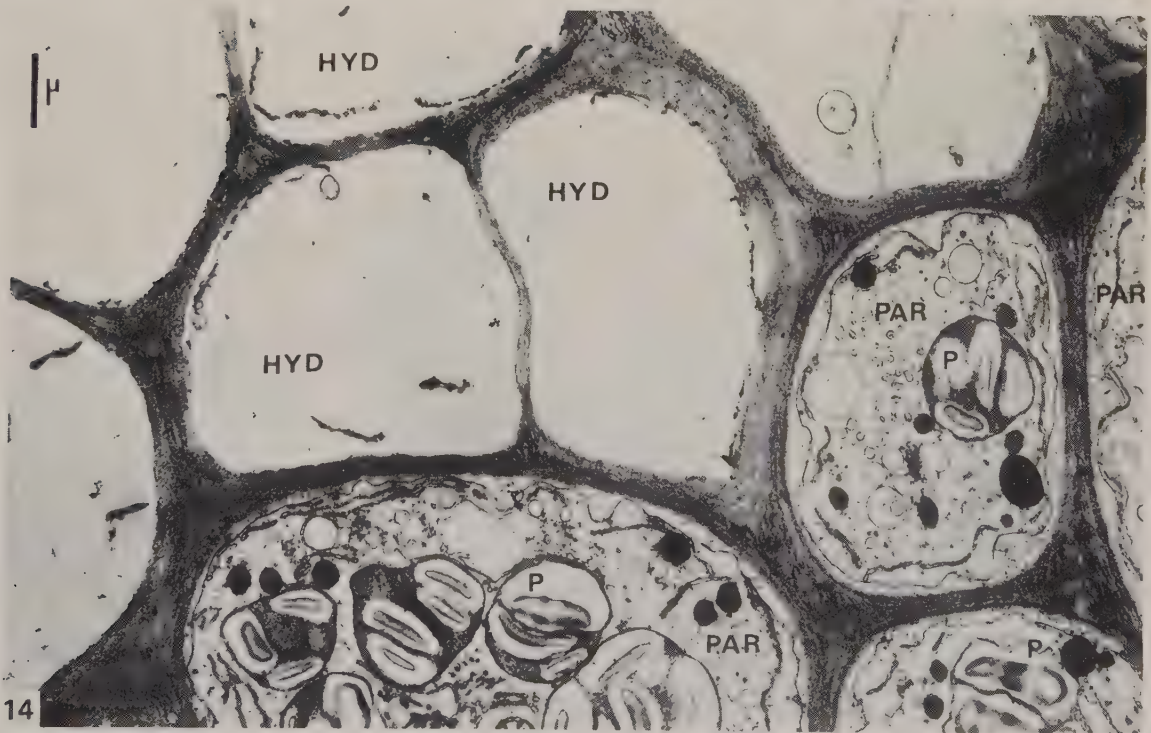


PLANCHE IV :

Fig. 13. — *Polytrichum* sp., gr. commune L. ; tige feuillée. Détail de la structure d'une paroi terminale de contact entre deux hydroïdes différenciés du cordon central. (Coupe transversale ; G-Os/Mn ; x 26 600).

Fig. 14. — *idem*. Portion de coupe transversale, observée à un faible grossissement du microscope électronique, montrant la structure des cellules parenchymateuses situées à la périphérie du cordon central d'hydroïdes (cellules de l'*hadromsheide*). (G-Os/Mn ; x 9800).

Fig. 15. — *Funaria hygrometrica* Hedw., tige feuillée. Digitations (flèches) au niveau de la paroi d'une cellule parenchymateuse de l'écorce interne, dans la zone de contact avec les hydroïdes du cordon central (Coupe transversale ; G-Os/Mn ; x 15200).

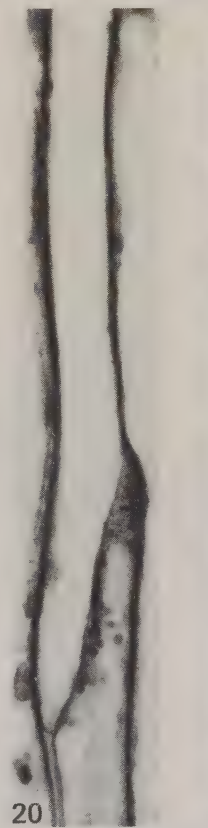
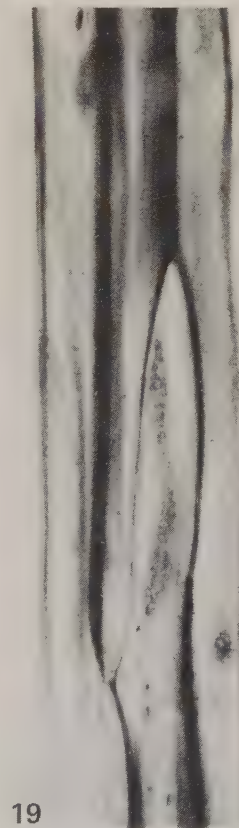
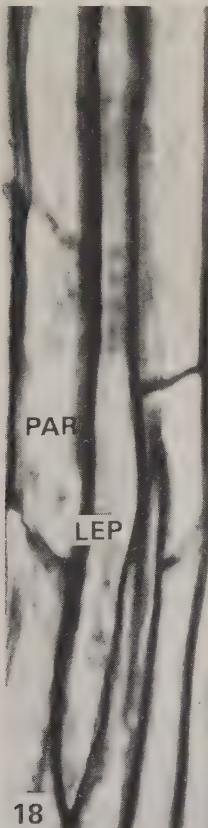
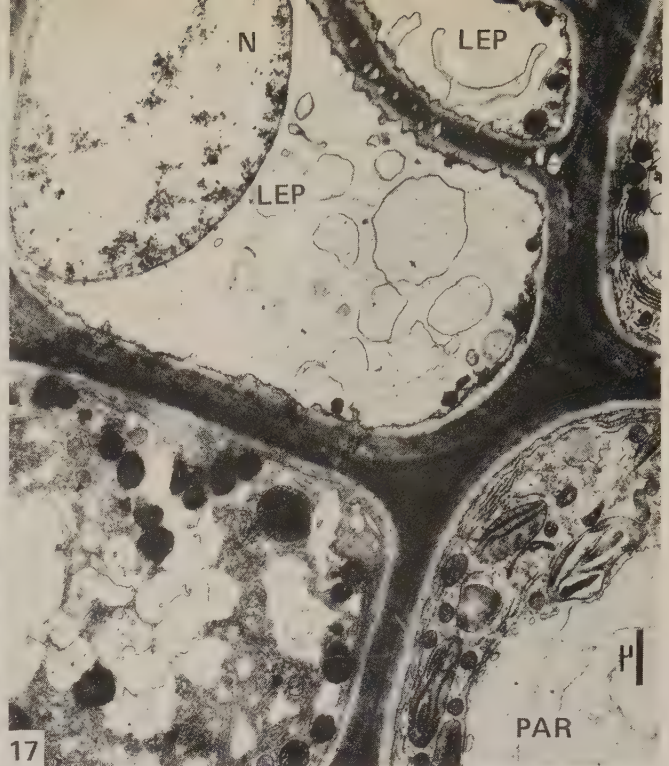
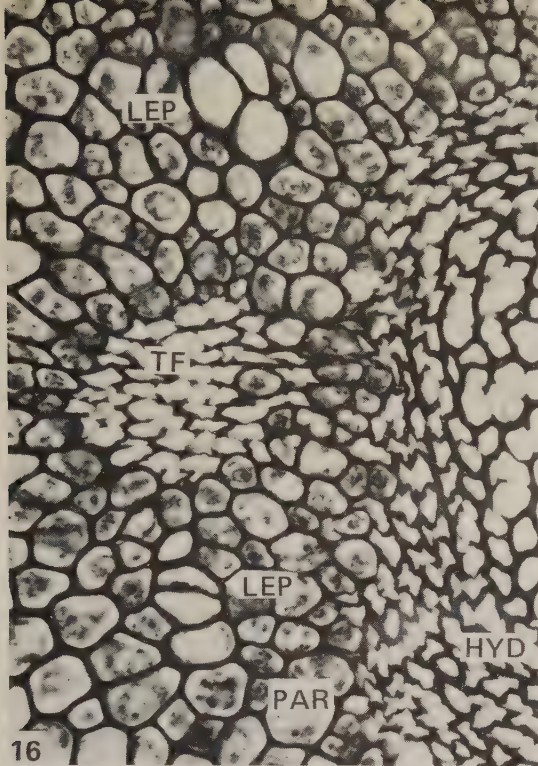


PLANCHE V :

Fig. 16. – *Polytrichum* sp., gr. commune L. Portion de coupe transversale dans la tige feuillée, montrant les hydroides du cylindre central, ainsi qu'une trace foliaire, et deux faisceaux de leptoides. (Craf I/H/FG ; x 580)

Fig. 17. – Même matériel ; leptoides et cellules parenchymateuses contiguës observées à un faible grossissement du microscope électronique. (G-Os/Mn ; x 7200).

Fig. 18. – *P. commune* L. Leptoides de la phase gamétophytique. Coupe longitudinale (P. A. S. ; x 1000).

Fig. 19. – *Idem*. Leptoides de la soie. (x 900).

Fig. 20. – *Psilotum triquetrum* Swartz. Cellules criblées, observées dans un axe aérien (x 900).

Fig. 21. – *Rhynia* K. et L. (espèce non déterminée). "Phloème". (x 245).

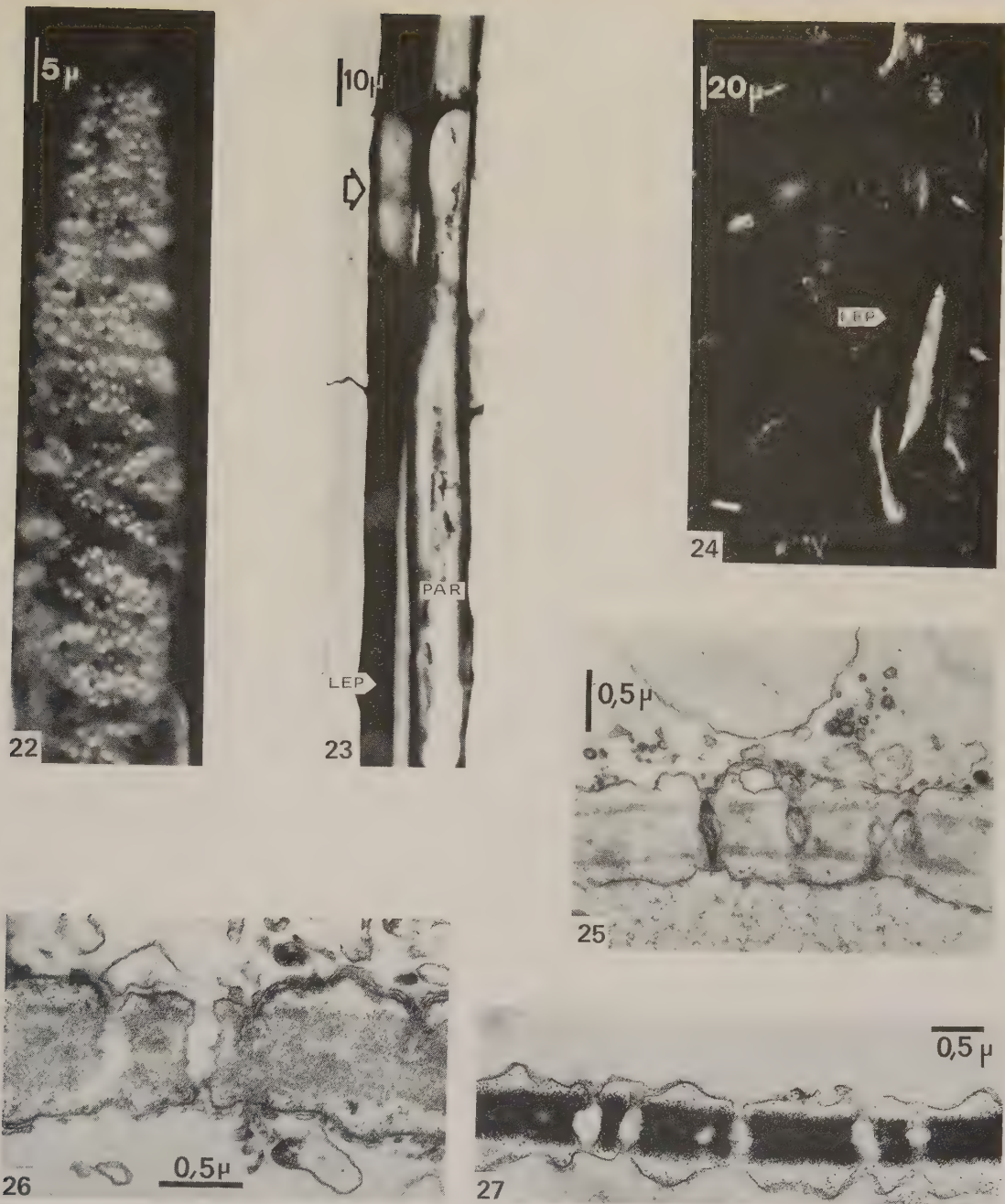


PLANCHE VI :

Fig. 22. — *Polytrichum commune* L., tige feuillée. Plasmodesmes dans la paroi terminale oblique d'un leptoïde différencié. (P.A.S. ; x 1800).

Fig. 23. — *Idem*. Plasmodesmes sur la paroi latérale d'un leptoïde. (P.A.S. ; x 685).

Fig. 24. — *Idem*. Mise en évidence de la callose par microscopie à fluorescence au niveau des parois terminales des leptoïdes et des cellules parenchymateuses voisines (x 290). *Technique : cf. Eschrich et Currier, 1964.*

Fig. 25-27. — Structure des plasmodesmes des parois terminales de contact entre leptoïdes :

Fig. 25. — Plasmodesmes pourvus d'un "nodule médian", observés chez *P. commune* récolté en tourbière. (G-Os/Pb ; x 18 500).

Fig. 26-27. — Plasmodesmes très élargis, atteignant la structure de véritables pores, observés chez *Polytrichum* sp., gr. *commune* L. récolté sur pelouse pseudo-alpine. (Fig. 26, G-Os/Mn, x 24 000 ; fig. 27, G-Os/TCH-Ag, x 15000 env.).



PLANCHE VII :

Fig. 28. – *Polytrichum juniperinum* Willd., tige feuillée. Leptoïde avec noyau dégénéréscent pycnotique (Craf I/H/FG ; x 1500).

Fig. 29 et 30. – *Psilotum triquetrum* Swartz. Cellules criblées en fin d'évolution, montrant la persistance de fragments condensés de noyaux dégénéréscent (Craf I/S/FG ; x 1120).

Fig. 31-32. – Accumulations denses (artefacts ?) au niveau des parois terminales des leptoïdes de *Polytrichum formosum* Hedw. (fig. 31 ; Craf I/H/FG ; x 1000) et des cellules criblées de *Psilotum triquetrum* Swartz. (fig. 32 ; méthode de Baker ; x 1000).

Fig. 33. – *Polytrichum* sp., gr. commune L., tige feuillée. Détail du noyau d'un leptoïde en fin d'évolution, montrant à sa périphérie un empilement de saccules (G-Os/Mn ; x 27 000).

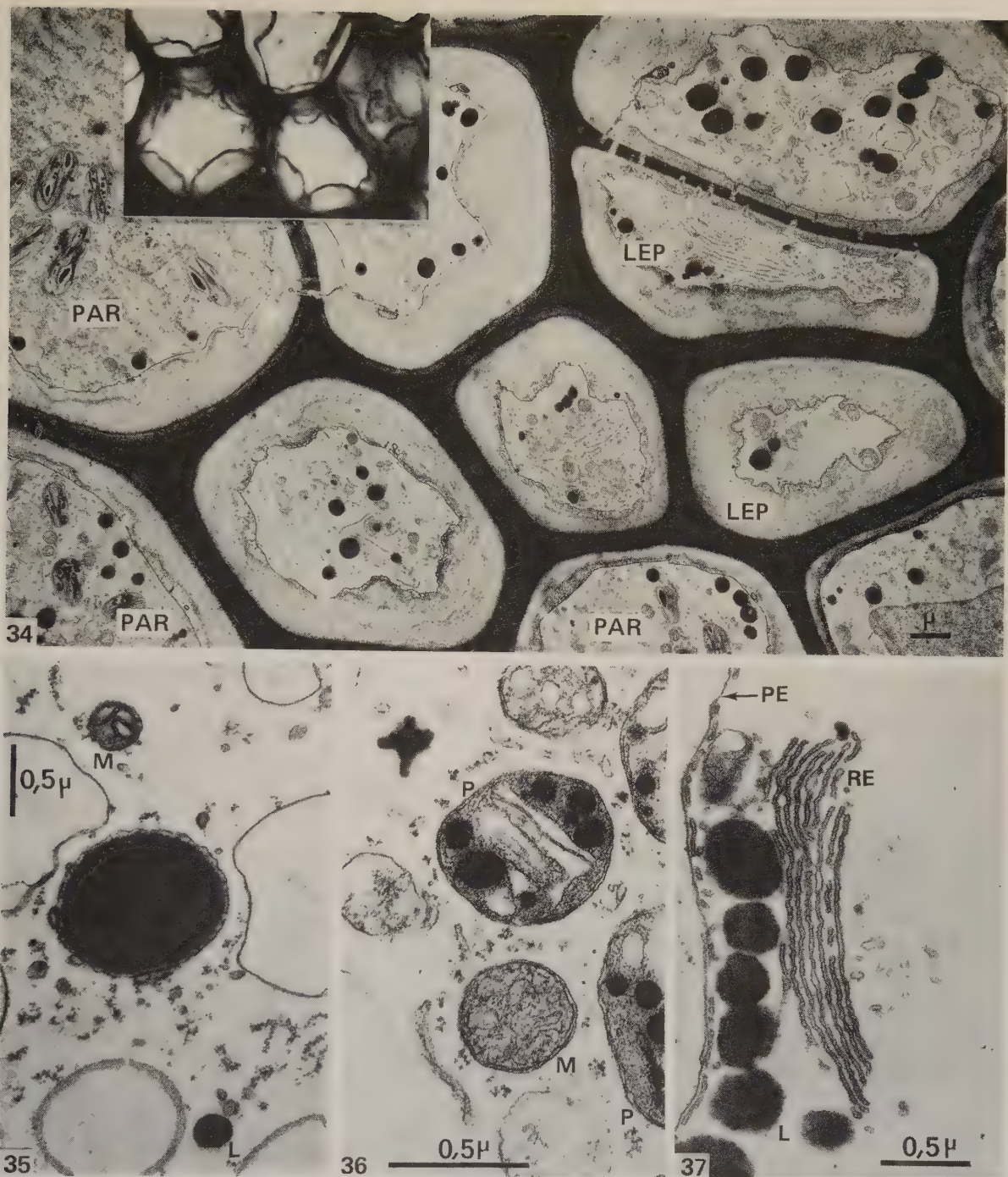


PLANCHE VIII :

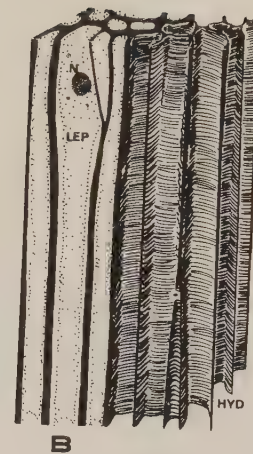
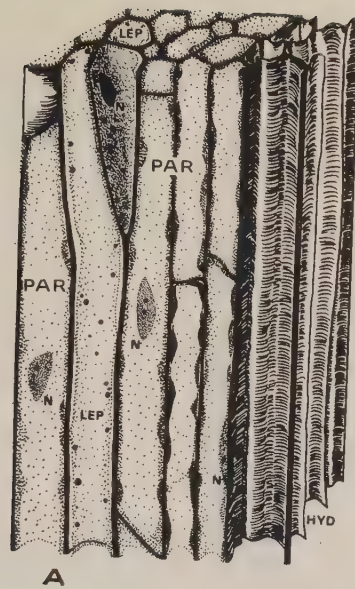
Fig. 34. — *Polytrichum juniperinum* Willd., tige feuillée. Vue d'ensemble d'une portion du leptome s. l. Remarquer la structure des parois (G-Os/TCH-Ag ; x 6150). Encart : *id.*, microscopie optique (x 1640).

Fig. 35-37. — Quelques aspects cytologiques caractéristiques, observés dans les leptoides en fin d'évolution :

Fig. 35. — *Polytrichum commune* L., leptoïde typique. Inclusion dense dont l'aspect rappelle celui des "globules réfringents" du phloème des Cryptogames vasculaires (G-Os/Mn ; x 22000).

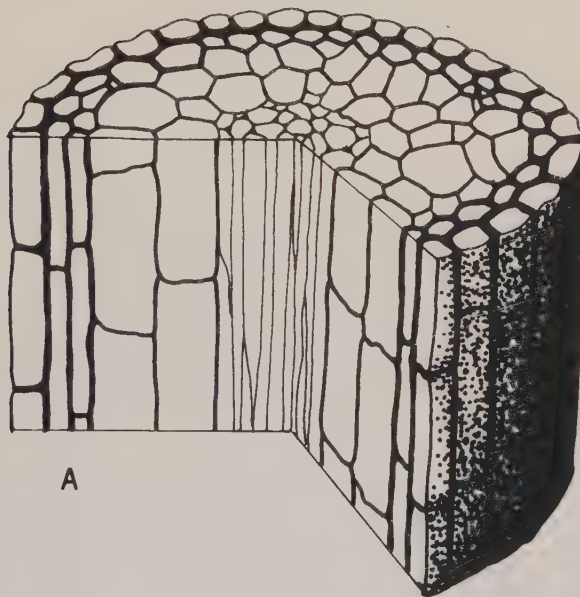
Fig. 36. — *Pogonatum urnigerum* P. Beauv. Plastes à structure régressée et mitochondries dans un leptoïde s. l. (*Deuter*) d'une trace foliaire au voisinage du cylindre central (G-Os/Pb/U ; x 44000).

Fig. 37. — *Polytrichum commune* L. Leptoïde typique. Empilement de saccules de réticulum endoplasmique (G-Os/Pb ; x 27600).



50 μ

38

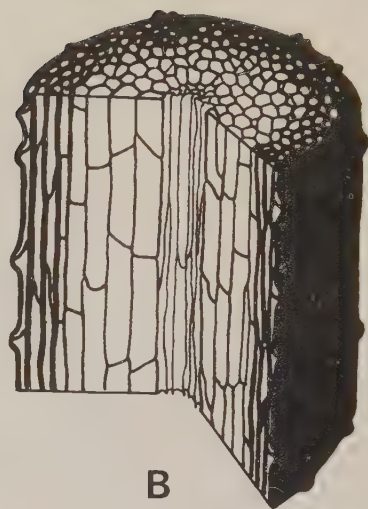
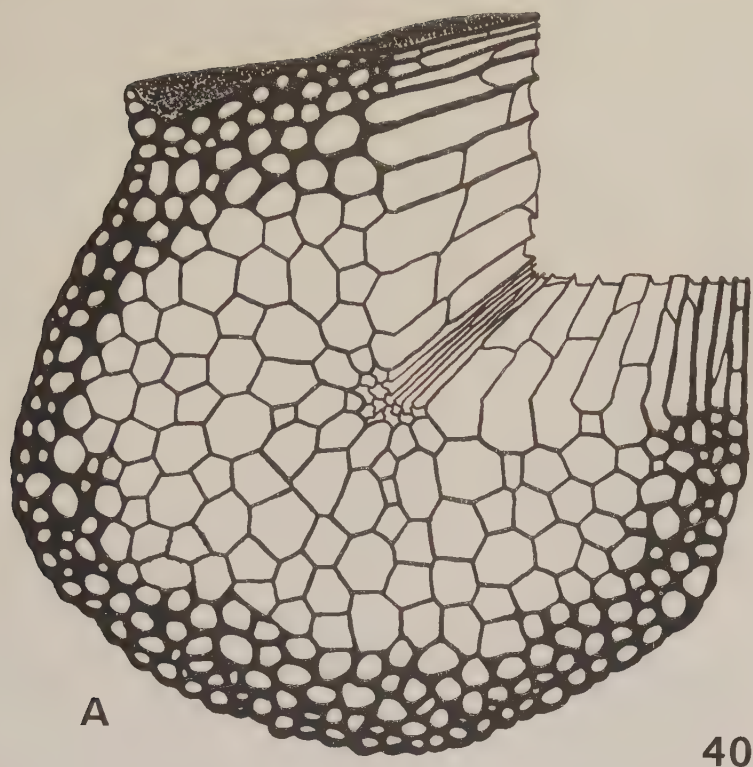


100 μ

39

PLANCHE IX :

- Fig. 38. — *Polytrichum commune* L. Diagrammes montrant l'organisation des tissus conducteurs à la périphérie du cordon central dans la tige feuillée (A) et la soie (B). La disposition des hydroides (HYD) et des leptoides (LEP) est la même que celle du xylème et du phloème dans le sporophyte des Plantes vasculaires actuelles.
- Fig. 39. — *Funaria hygrometrica* Hedw. Structure interne de la tige feuillée (A) et de la soie (B). Un cordon d'hydroides existe dans les deux phases, mais seule la soie présente des leptoides.

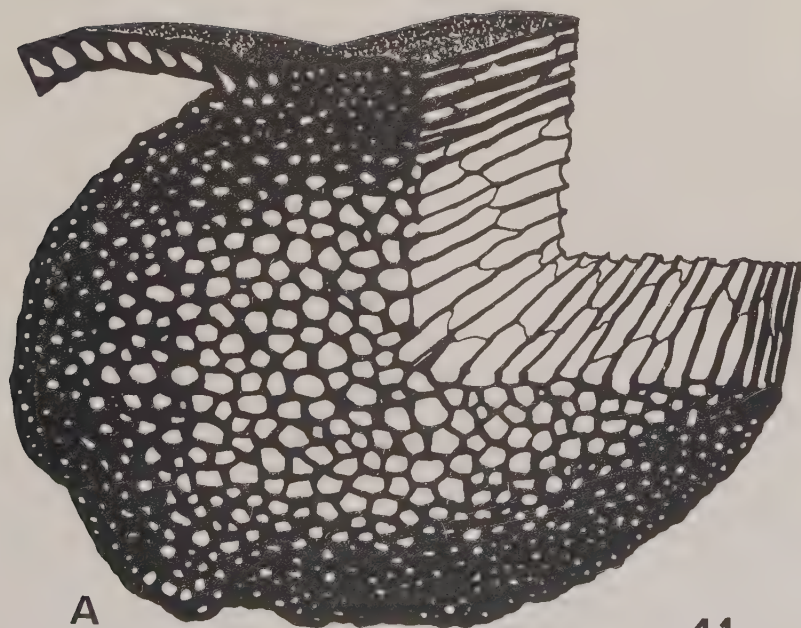


40

B

A

100 μ



41

B

A

PLANCHE X :

Fig. 40. — *Brachythecium* sp. Structure interne de la tige feuillée (A) et de la soie (B). Les deux phases possèdent un cordon d'hydroides, mais sont dépourvues de leptoides.

Fig. 41. — *Neckera crista* Hedw. Les hydroides ont disparu du gamétophyte (A) mais persistent dans la soie (B). Il n'y a pas de leptoides.

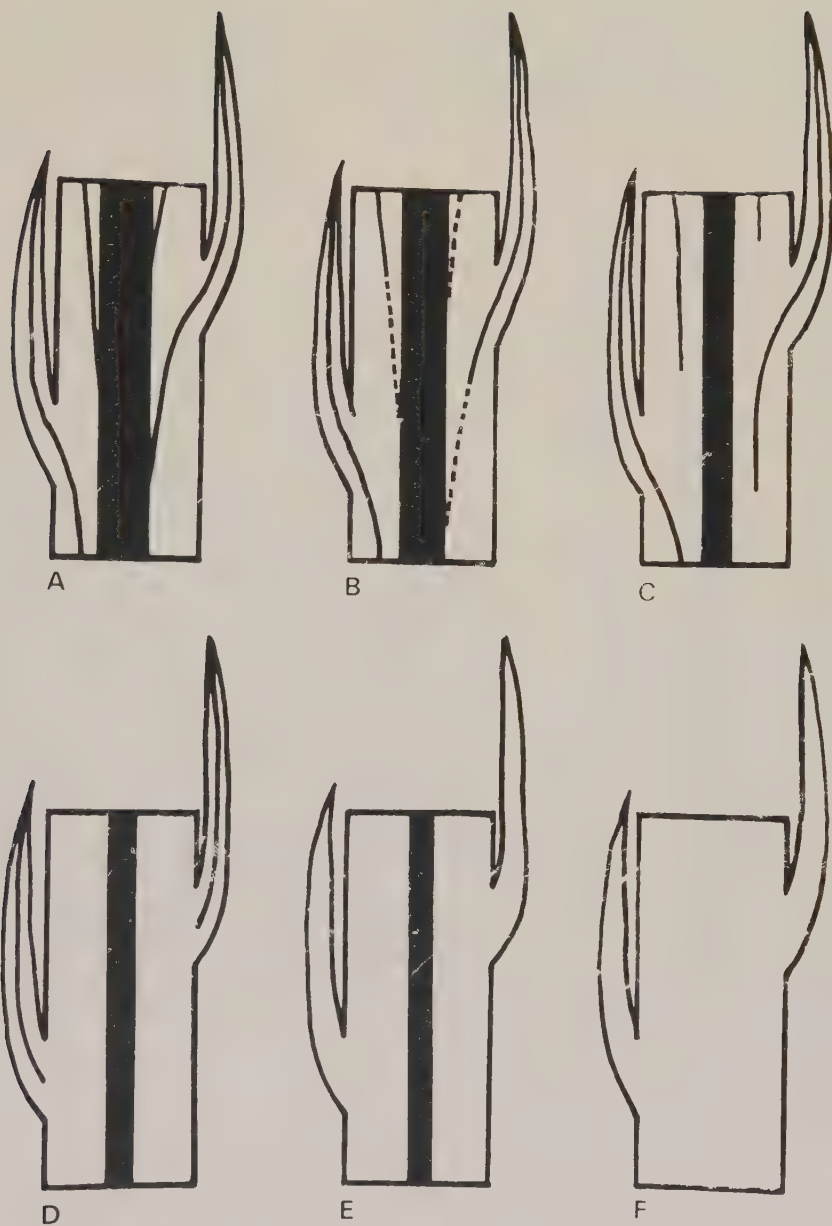


PLANCHE XI :

Fig. 42. — Schémas illustrant les différents types de structures pouvant être observés dans la tige feuillée des Mousses (*voir texte*).

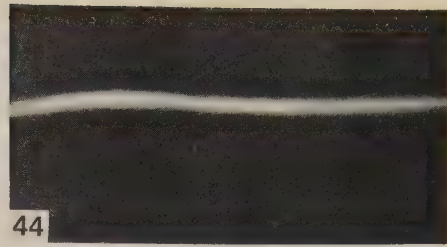
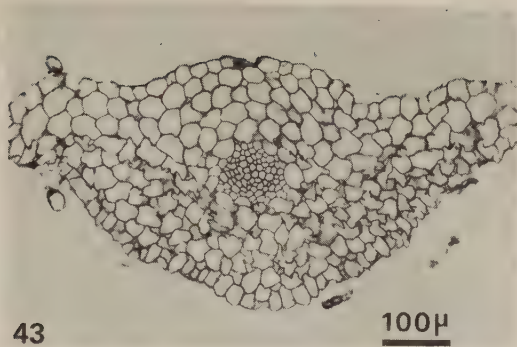


PLANCHE XII :

Fig. 43. – *Pallavicinia lyellii* Gray. Coupe transversale dans le gamétophyte, montrant le cordon conducteur (matériel d'herbier ; x 90).

Fig. 44. – *Idem*, coupe longitudinale observée en microscopie à fluorescence (lumière bleue). La présence de composés aromatiques (non identifiés) dans les parois des éléments du cordon conducteur pourrait être responsable de sa fluorescence. Ce cordon n'est pas lignifié (cf. Smith, 1966). (x 30 env.)

Fig. 45. – *Idem*. Cellules du faisceau conducteur observées en dilacération (x 400).

Fig. 46. – Détail du cordon conducteur d'une Pallaviciniée (non déterminée) de la Réunion, observé en microscopie électronique à balayage (x 2000).

(Cliché réalisé au Laboratoire de Géologie du Muséum, Paris. Bossy phot.).

